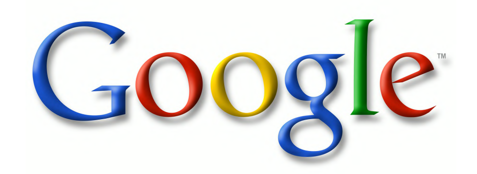


DER

GALVANOTROPISMUS

DER

WURZELN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT
ZU BERLIN.

VON

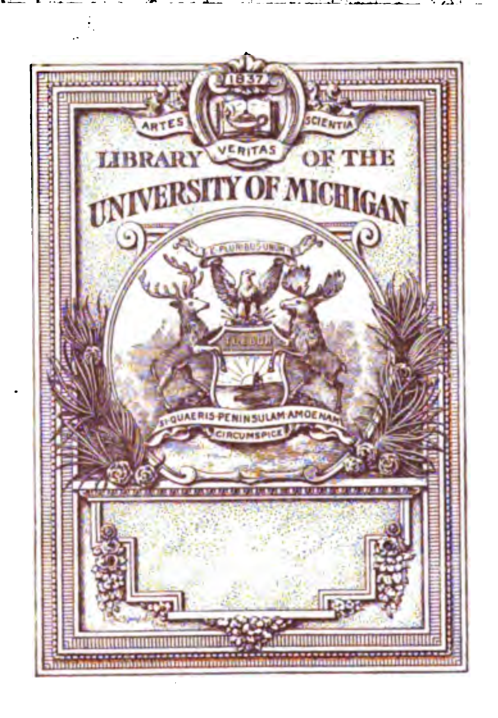
GUSTAV GASSNER

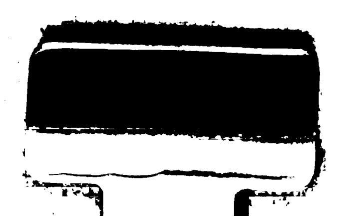
AUS BERLIN.

Nicht im Buchhandel.
(Sonderabdruck aus der Botanischen Zeitung, Jahrgang 1906.)

Tag der Promotion:

19. Mai 1906.


1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



DER

GALVANOTROPISMUS

DER

WURZELN.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

GENEHMIGT

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT

ZU BERLIN.

VON

GUSTAV GASSNER

AUS BERLIN.

Tag der Promotion:

19. Mai 1906.

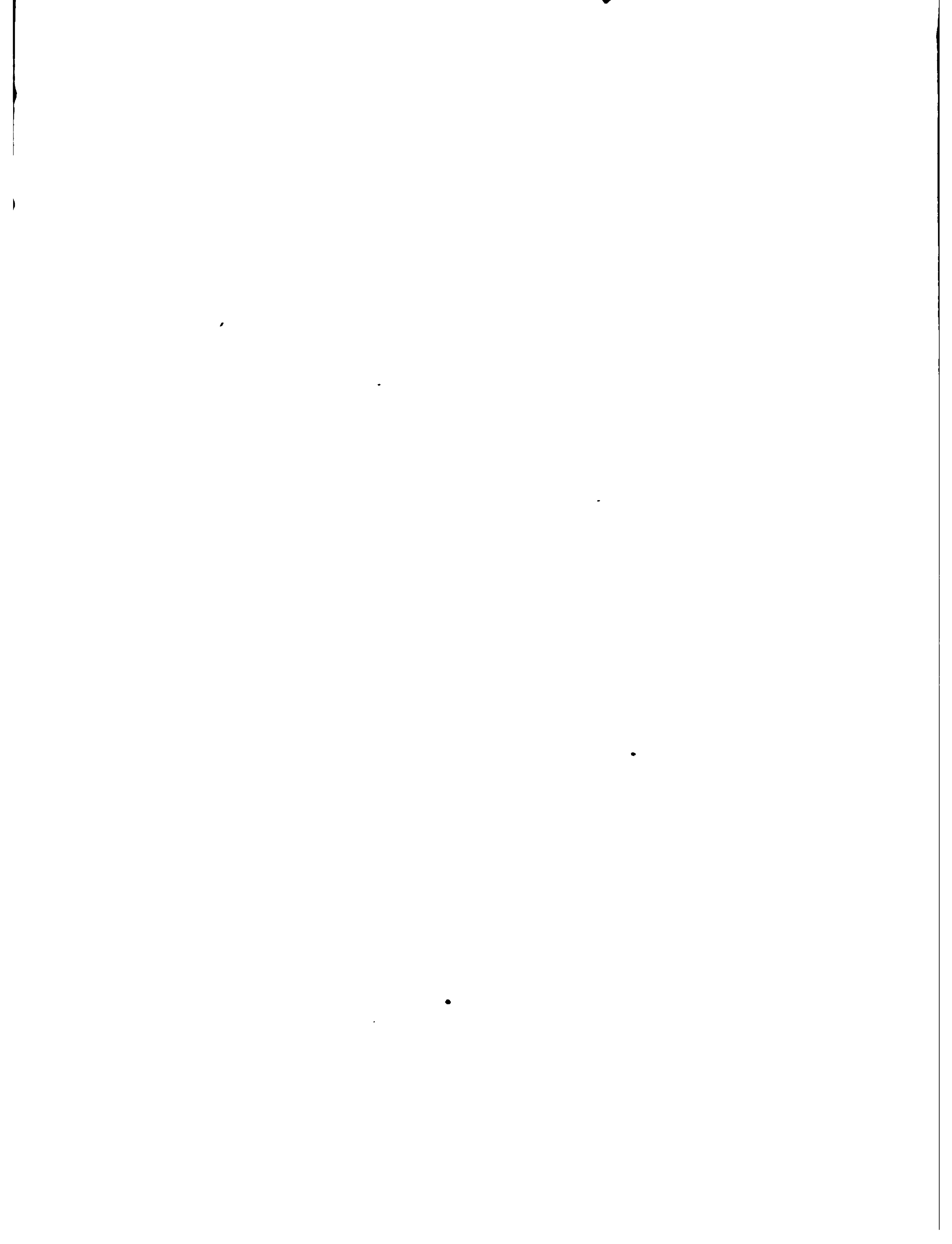
Referenten:

Professor Dr. Schwendener.

Professor Dr. Kny.

MEINEN ELTERN

in Dankbarkeit gewidmet.



I. Literaturübersicht.

Es ist seit einer Reihe von Jahren bekannt, daß ebenso wie etwa den Lichtstrahlen oder der Schwerkraft auch den elektrischen Wellen ein Einfluß auf die Wachstumsrichtung bestimmter Pflanzenteile zukommt. Die ersten Beobachtungen über Krümmungen durch den elektrischen Strom wurden von Elfving [1]) im Jahre 1882 an Wurzeln verschiedener Pflanzen gemacht. Er fand, daß Wurzeln in einem vom elektrischen Strom durchflossenen Wasser wachsend — es ist das die sogenannte Elfvingsche Versuchsanordnung — oft schon nach kurzer Zeit nach dem positiven Pol zu abgelenkt wurden. Diese Krümmung nach dem positiven Pol zu trat bei fast allen untersuchten Wurzeln ein, so bei den Keimwurzeln von *Zea*, *Secale*, *Hordeum*, *Helianthus*, *Phaseolus*, *Vicia*, *Pisum* u. a. Eine derartige Krümmung bezeichnete Elfving als positiven, eine Ablenkung nach dem negativen Pol zu als negativen Galvanotropismus. Den letzteren konnte er nur bei den Wurzeln von *Brassica* konstatieren, während die Wurzeln einiger anderer Pflanzen (*Lepidium*, *Sinapis*, *Raphanus*) sich bald nach dem positiven, bald nach dem negativen Pol krümmten. Demnach unterscheidet Elfving positiv galvanotropische, indifferente und negativ galvanotropische Wurzeln. Die Stärke der angewandten Ströme erwies sich als gleichgültig. Mit dekapitierten Wurzeln angestellte Versuche ergaben, daß die Wurzelspitze nicht als allein reizperzipierendes Organ in Frage kommt.

Müller-Hettlingen [2]) erhielt bei der gleichen Versuchsanordnung im allgemeinen dieselben Resultate. Bei einer anderen Versuchsanstellung, bei der die Wurzeln geotropisch wachsend entweder ein stromdurchflossenes Flanell durchbohrten oder auf eine stromdurchflossene dünne Wasserschicht stießen, ergaben sich dagegen auffallenderweise nur negative Krümmungen bei Wurzeln, die sich nach der Elfvingschen Versuchsanordnung stets nach dem positiven Pol zu krümmten.

Im Jahre 1884 veröffentlichte Brunchorst [3]) genauere Untersuchungen über den Galvanotropismus der Wurzeln. Seine Versuchsanordnung war im Prinzip die Elfvingsche, jedoch wurde bei den einzelnen Versuchen die Stromstärke durch ein Kupfervoltameter relativ genau gemessen. Auf Grund einer größeren Anzahl von Versuchen kommt Brunchorst zu dem Ergebnis, daß nicht die Natur der Pflanzen, sondern die Stärke der durchgesandten Ströme für die Krümmung ausschlaggebend ist, derart, daß ein starker Strom zu positiver, ein schwacher zu negativer Krümmung führt, während bei mittleren Strömen entweder die Wirkungen sich aufheben oder eigenartige sogenannte S-förmige Krümmungen erzielt werden. Die Natur der Pflanze spielt nur insoweit eine Rolle, als „die Grenze zwischen negativen und positiven Krümmungen bei verschiedenen Pflanzen bei verschiedener Stromstärke liegt."

---

[1]) Fred. Elfving, Über eine Wirkung des galvanischen Stroms auf wachsende Wurzeln. Botanische Zeitung 1882, pag. 257.

[2]) Müller-Hettlingen, Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen, Pflügers Archiv für Physiologie Bd. 31, 1883, pag. 193—214.

[3]) J. Brunchorst, Über die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln, Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1884, pag. 204.

Versuche mit dekapitierten Wurzeln ergaben übereinstimmend mit Elfving, daß derartig behandelte Wurzeln sich ebenso wie unverletzte nach dem positiven Pol zu krümmen, dagegen wurden negative Krümmungen bei dekapitierten Wurzeln nicht beobachtet. Daß die Wurzelspitze für die negativen Krümmungen das reizperzipierende Organ ist, wurde noch durch Versuche bestätigt, bei denen die Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Wurzelspitze beschränkt blieb. Brunchorst kommt zu dem Schluß, daß nur der negative Galvanotropismus eine dem Geotropismus und Heliotropismus analoge Reizerscheinung ist, während der positive sogenannte Galvanotropismus weiter nichts ist als eine Schädigungskrümmung, wofür vor allem die Tatsache spricht, daß nach dem positiven Pol zu gekrümmte Wurzeln fast stets absterben.

Ein Jahr später veröffentlichte Rischawi[1]) in einer vorläufigen Mitteilung eine Reihe von Versuchen, die ihm den Gedanken nahe gelegt hatten, daß die galvanotropischen Krümmungen durch den physikalischen Vorgang der kataphorischen Wirkung des Stromes hervorgerufen werden. Außer dieser Hypothese und einer scharfen Kritik der Brunchorstschen Versuche ist Neues in der Arbeit nicht enthalten.

In einer hauptsächlich gegen Rischawi gerichteten Abhandlung[2]) erwähnt Brunchorst einige neue Versuche, durch die er den sicheren Nachweis führen will, daß die positiven Krümmungen Schädigungskrümmungen sind und durch die an der Anode auftretenden schädlichen Zersetzungsprodukte der Elektrolyse hervorgerufen werden.

In einer letzten Arbeit[3]) hat Brunchorst sich nochmals mit dieser Frage beschäftigt und wiederum bestätigt gefunden, daß „die positiv galvanotropische Krümmung eine einfach chemisch-pathologische Erscheinung ist", indem die schädlichen Zersetzungsprodukte (vor allem das an der Anode auftretende Wasserstoffsuperoxyd) von der positiven Wurzelseite absorbiert werden und dadurch das Wachstum auf dieser Seite sistieren. Dagegen beruht die negativ galvanotropische Krümmung „auf Reizwirkung und ist insofern mit den geotropischen und heliotropischen Bewegungen analog".

Seine früheren Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Stromstärken fand Brunchorst durchaus bestätigt. Außer dem Einfluß der Stromstärke konstatiert er jedoch in den „Notizen über den Galvanotropismus" noch das Vorhandensein zweier anderer Faktoren: die Krümmung ist einmal abhängig von der Elektrodengröße, derart, daß „die stärksten positiven Krümmungen bei Anwendung der kleinsten Elektroden eintreten", sie ist bei gleicher Stromstärke ferner abhängig von dem Querschnitt der Versuchsgefäße, so daß als neuer wichtiger Faktor die Stromdichte in Betracht kommt.

Brunchorsts „Notizen" über den Galvanotropismus" sind die letzte Arbeit auf diesem Gebiet. Ihre Resultate sind, soweit aus der Literatur[4]) ersichtlich, größtenteils als richtig anerkannt worden. Sicherlich sind die Brunchorstschen Untersuchungen von den bisherigen Arbeiten die bei weitem exaktesten, wenngleich auch in ihnen, wie ich später zeigen werde,

---

[1]) L. Rischawi, Zur Frage über den sogenannten Galvanotropismus. Vorläufige Mitteilung. Botanisches Zentralblatt, 1885, Bd. XXII, pag. 121—126. Die kurze Zeit darauf erschienene ausführliche Arbeit ist leider nur in russischer Sprache veröffentlicht worden, so daß sie sowohl seinerzeit Brunchorst, wie auch jetzt mir unzugänglich geblieben ist. Soweit jedoch aus Rothert „Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze" 1894, ersichtlich ist, sind neue positive Ergebnisse in ihr ebenfalls nicht enthalten.

[2]) I. Brunchorst, Zur Frage über den sogenannten Galvanotropismus, Botanisches Zentralblatt 1885, Bd. XXIII, pag. 192.

[3]) I. Brunchorst, Notizen über den Galvanotropismus. Bergens Museum Aarsberetning 1888, Bergen 1889.

[4]) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1904 pag. 593.

verschiedene Fehler untergelaufen sind. — Rothert nimmt ebenfalls in einer kritischen Literaturstudie[1]) die Richtigkeit der Brunchorstschen Ergebnisse an. An einer anderen Stelle seiner Arbeit weist Rothert allerdings auch auf die widersprechenden Resultate der anderen Forscher hin, „wie denn überhaupt die Literatur des Galvanotropismus trotz ihres geringen Umfanges ziemlich reich an unaufgeklärten Widersprüchen ist“.

Auch Pfeffer[2]) scheint der Ansicht zu sein, daß die Widersprüche zwischen Brunchorst und seinen Vorgängern durch die Arbeiten des ersteren noch nicht als gehoben zu betrachten sind; wenigstens bezeichnet er verschiedene Punkte der Brunchorstschen Arbeiten als der Nachprüfung bedürftig.

So folgte ich gern der Aufforderung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geheimrat Professor Dr. Kny, einen Versuch zur Aufklärung der bisherigen Widersprüche zu machen. Für diese Anregung und die vielfache Förderung gestatte ich mir bereits an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, insbesondere auch dafür, daß mir in zuvorkommendster Weise die Mittel des Instituts zur Verfügung gestellt wurden. Ohne diese Unterstützung wäre es mir nicht möglich gewesen, die Untersuchungen in der Weise, wie es geschehen ist, durchzuführen.

In ebenso herzlicher Weise danke ich Herrn Privatdozenten Dr. W. Magnus für sein stetes Interesse und die mannigfachen Anregungen.

II. Einleitung und Vorversuche.

Allgemeines. Methodik. Das Medium, in dem Elfving und nach ihm alle anderen Forscher junge Keimwurzeln dem elektrischen Strom aussetzten und auf diese Weise galvanotropische Krümmungen konstatierten, war gewöhnliches Leitungs- oder Brunnenwasser. Müller-Hettlingen hatte die Verwendung eines stromdurchflossenen feuchten Flanelltuches als Kulturboden vorgeschlagen. Einige auf diese Weise angestellte Versuche zeigten mir die Richtigkeit der von diesem Forscher gemachten Angabe, daß die auf diese Weise dem Strom ausgesetzten Wurzeln nach dem negativen Pol zu wachsen. Von einer weiteren Verwendung dieser Versuchsanordnung nahm ich jedoch Abstand, hauptsächlich, weil sich der Verlauf der Krümmungen nicht so gut verfolgen läßt, und bediente mich der Elfvingschen Versuchsanordnung, wenngleich sich einige Abänderungen als notwendig herausstellten.

Die zu den Versuchen bestimmten Keimlinge wurden in Sägemehl erzogen und, wenn sie die geeignete Länge (40—60 mm) erreicht hatten, in kleine Kästchen gesteckt, deren Boden von einer durchlöcherten Korkplatte gebildet wurde. Während die Wurzeln durch die Löcher dieser Korkplatte hindurch in das stromdurchflossene Wasser hineinragten — verwendet wurde das Leitungswasser der Berliner Wasserwerke —, befanden sich die Kotyledonen in dem kleinen Kästchen, das, um ein Eintrocknen der Pflänzchen zu verhindern, mit feuchtem Sägemehl gefüllt wurde. Durch vorsichtige Befestigung mittels Stecknadeln wurde außerdem dafür Sorge getragen, daß eine Verschiebung oder Verdrehung der Wurzeln während der Versuchsdauer unmöglich war.

Die Glasgefäße, in denen die Wurzeln dem elektrischen Strom ausgesetzt wurden,

---

[1]) Rothert, Zur Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze, Flora 1894, Ergänzungsbd. pag. 213.
[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II pag. 593.

hatten eine Größe von 20 × 9 × 8,5 cm [1]). Der Querschnitt des stromdurchflossenen Wassers wurde konstant auf 72 qcm gehalten, desgleichen betrug die Elektrodenentfernung gleichmäßig 16,5 cm. Als Elektroden dienten gewöhnlich Kohleplatten von einer Größe von 8,5 × 1,2 × 28 cm. Die effektive Elektrodengröße, d. h. die Elektrodenfläche, die mit dem Wasser der Versuchsgefäße in Berührung stand, betrug im normalen Fall 8,5 × 8 = 68 qcm.

Die Größenverhältnisse der Versuchsgefäße, Elektroden und kleinen Kästchen ergeben sich aus der beigefügten Skizze (Fig. 1).

Die bei meinen Versuchen vorhandene Elektrodenentfernung ist ein Vielfaches von dem Abstande, den Elfving und Brunchorst den Elektroden ihrer Versuche gegeben hatten. Eine derartige Steigerung der Elektrodenentfernung ist, wenn man mit ebenso starken Strömen arbeiten will wie bei geringerem Elektrodenabstande, nur möglich durch eine entsprechende Steigerung der Spannung des zur Verwendung kommenden elektrischen Stromes. Da die bei den früheren Versuchen übliche Anwendung von Elementen für die teilweise nötigen hohen Spannungen zu umständlich gewesen wäre, verwandte ich den Gleichstrom der Berliner Elektrizitätswerke [2]), der mir in einer Spannung von 110 Volt zur Verfügung stand. Diese stets betriebsbereite Stromquelle, die gestattete, zu jeder Zeit beliebig starke Ströme zu entnehmen, erwies sich für die Durchführung der Versuche in großem Maßstabe als ein ausgezeichnetes Hilfsmittel.

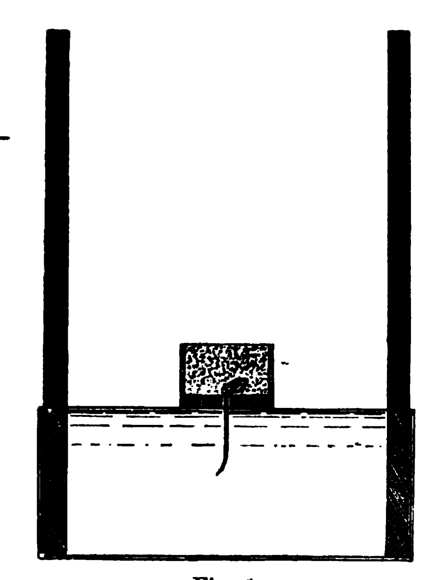


Fig. 1.

Nähere Einzelheiten über die Schaltung ergeben sich aus der beigefügten Schaltungsskizze (Fig. 2). Versuche mit Strömen bis zu einer Gesamtstärke von 17 Milliampere wurden in dem Stromkreis I angestellt. Die Messung dieser Ströme geschah vermittels eines Siemensschen Torsionsgalvanometers [3]), das gestattete, zehntausendstel Ampere genau abzulesen und hunderttausendstel noch mit genügender Sicherheit abzuschätzen. Wie aus der Schaltungsskizze ersichtlich, ließ sich das Galvanometer während der Versuchsdauer aus dem Stromkreis ausschalten, ohne damit den Gesamtwiderstand des Stromkreises und damit die Stärke des gerade durchgehenden Stromes zu ändern. Die Einstellung auf die gewünschte Stromstärke geschah mittels Flüssigkeitswiderständen, die den Vorteil der weitgehendsten Regulierbarkeit gewährten.

Versuche, in denen Ströme über 17 Milliampere zur Verwendung kamen, wurden im Stromkreis II vorgenommen. Die Strommessung geschah hier mittels zweier Wasservoltameter von genau gleichem Widerstande, von denen abwechselnd das eine oder das andere in den Stromkreis eingeschaltet werden konnte. Das ermöglichte auch in diesem Stromkreis jederzeit ein leichtes Bestimmen der Stromstärke. Die Einstellung auf die ge-

---

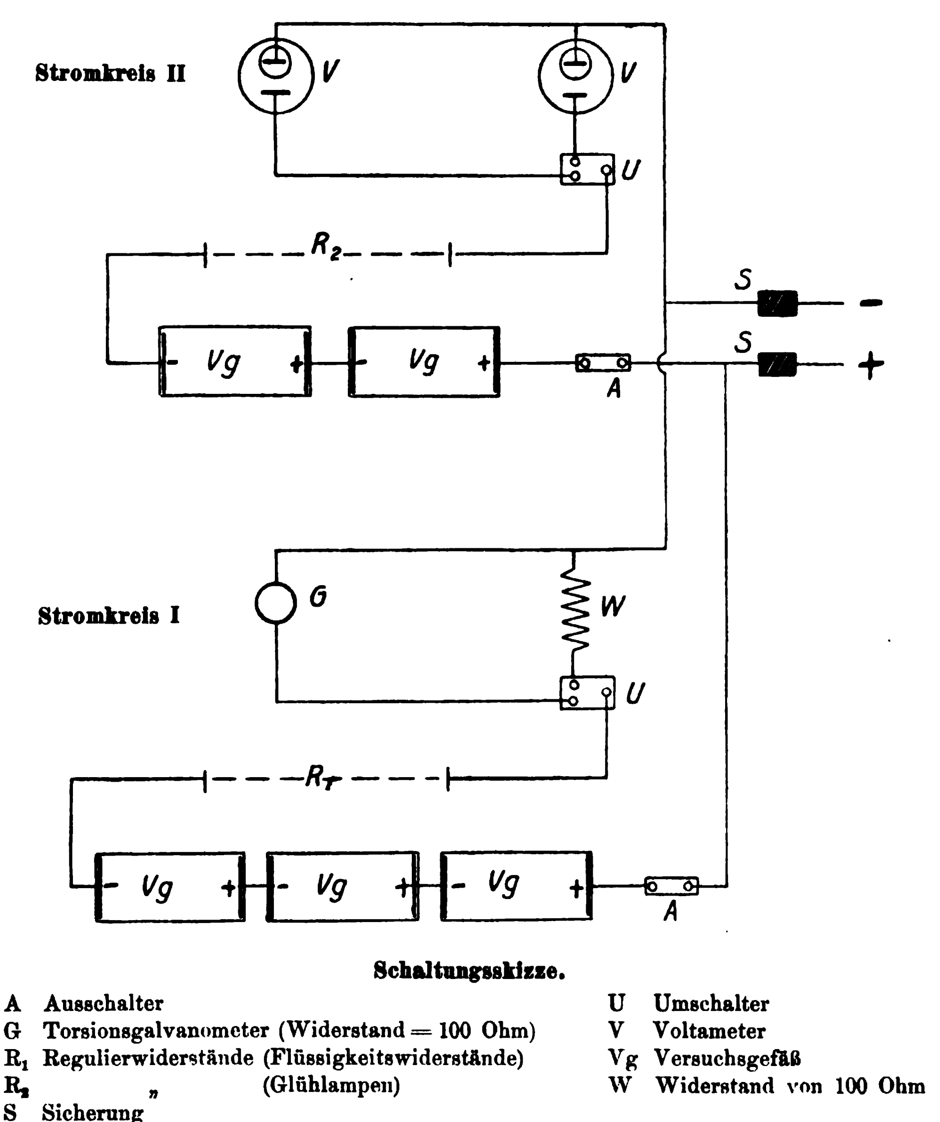
[1]) Länge × Breite × Höhe.

[2]) Über die Berechtigung, bei physiologischen Versuchen, den Maschinenstrom als konstanten Strom anzusehen, vgl. Blasius und Schweizer, Pflügers Archiv 1893, Bd. 53: „Bei unseren Untersuchungen wirkt der Strom (der elektrischen Zentrale) wirklich als konstanter Strom und nicht durch etwaige Schwankungen."

[3]) Für die gütige Überlassung dieses und einiger anderer physikalischen Meßinstrumente sage ich Herrn Professor Börnstein meinen verbindlichsten Dank.

wünschte Stromstärke geschah hier aus Gründen praktischer Natur mit Hilfe von Glühlampen der verschiedensten Spannungen, die ebenfalls eine weitgehende Abstufung gestatteten.

Mit Hilfe dieser Teilung in zwei Stromkreise war es möglich, gleichzeitig Versuche mit verschiedenen Stromstärken anzustellen. Außerdem ermöglichte die hohe Spannung des ver-



Schaltungsskizze.

A	Ausschalter	U	Umschalter
G	Torsionsgalvanometer (Widerstand = 100 Ohm)	V	Voltameter
R_1	Regulierwiderstände (Flüssigkeitswiderstände)	Vg	Versuchsgefäß
R_2	„ (Glühlampen)	W	Widerstand von 100 Ohm
S	Sicherung		

Fig. 2.

wendeten Stromes das Hintereinanderschalten mehrerer Versuchsgefäße, so daß in einem Stromkreis mit derselben Stromstärke gleichzeitig verschiedene Versuche angestellt werden konnten.

Als meine erste Aufgabe betrachtete ich es, die Angabe Brunchorsts nachzuprüfen, daß bei verschiedenen Stromstärken die galvanotropischen Krümmungen der Wurzeln verschieden sind. Wie sich aus dem folgenden ergeben wird, ist nicht, wie zuerst an-

genommen, die Stromstärke, sondern ihr Verhältnis zum Querschnitt des Stromleiters, also die Stromdichte der allein ausschlaggebende Faktor, so daß es sich für mich zunächst darum handelte, den Einfluß verschiedener Stromdichten unter sonst gleichen Verhältnissen festzustellen. Die im folgenden mitgeteilten Vorversuche dienten hauptsächlich dazu, den Einfluß verschiedener sonstiger Faktoren zu ermitteln, die außer der Stromdichte noch von Einfluß auf das Ergebnis der galvanotropischen Krümmungen sind. Einige dieser Faktoren sind bereits von früheren Forschern untersucht worden.

Nach der bisherigen Ausdrucksweise habe ich eine Krümmung, bei der sich die Spitze nach dem positiven Pol zu krümmte, als positive und eine umgekehrte als negativ galvanotropische bezeichnet. Die bei dem gleichzeitigen Eintreten beider sich zeigenden eigenartigen Krümmungen habe ich nach Brunchorst ebenfalls S-förmige genannt (Fig. 10 auf pag. 41). Negative und positive Krümmungen sind — es ist das schon von Brunchorst ausgesprochen [1]) worden — vollständig verschiedener Natur, infolgedessen muß auch eine Trennung dieser beiden mit großem Nachdruck durchgeführt werden.

Bei der Darstellung der Versuchsergebnisse wurde darauf Wert gelegt, daß nicht nur konstatiert wurde, ob überhaupt eine Krümmung nach diesem oder jenem Pol zu stattgefunden hat, es wurde vielmehr auch der Ablenkungswinkel von der Vertikalen bei jeder Beobachtung bestimmt. Mit einiger Übung gelingt es leicht, den jedesmaligen Ablenkungswinkel mit genügender Sicherheit abzuschätzen. Als Ablenkungswinkel wird der Winkel bezeichnet, den eine an die Wurzelspitze gelegt gedachte Tangente mit der Vertikalen bildet. — Ist eine Wurzel z. B. um 60° nach dem positiven Pol zu abgelenkt, so steht dies Resultat in den Tabellen einfach vermerkt als: 1 Wurzel $= + 60^{\circ}$, während in analoger Weise: 1 Wurzel $= - 45^{\circ}$ eine Krümmung von 45° nach dem negativen Pol zu bedeutet. Bei den sogenannten S-förmigen Krümmungen gilt für den positiven Teil der Krümmung der Winkel, den eine an den Wendepunkt [2]) der von der Wurzel dargestellten Kurve gelegte Tangente mit der Vertikalen bildet, während die negative Krümmung nicht mehr den Winkel bedeutet, den die an die Wurzelspitze gelegte Tangente mit der Vertikalen, sondern den Winkel, den diese Tangente mit der durch den Wendepunkt gelegten Tangente bildet. Der Winkel der negativen Krümmung wird also nicht mehr auf die Vertikale, sondern auf die vorhergehende positive Krümmung als Ablenkung von dieser als ursprünglicher Wachstumrichtung bezogen. Daß tatsächlich der so gewonnene Winkel als Maß der negativen Krümmung genommen werden muß, wird später (pag. 41) gezeigt werden. In der tabellarischen Darstellung sind bei den S-förmigen Krümmungen beide Teile der Krümmung getrennt aufgeführt: 1 Wurzel $= \begin{cases} + 30^{\circ} \\ - 80^{\circ} \end{cases}$ bedeutet, eine Wurzel ist S-förmig gekrümmt, und zwar ist sie nach dem positiven Pol zu um 30° und nach dem negativen Pol zu — in bezug auf die vorhergehende positive Krümmung — um 80° abgelenkt.

Begriff und Bedeutung der Stromdichte. Während Elfving, Müller-Hettlingen und Rischawi zu dem Resultat gelangt waren, daß die Stromstärke ohne Einfluß auf die galvanotropischen Krümmungen ist, hatte Brunchorst bereits in seiner ersten Arbeit auf die hohe Bedeutung dieses Faktors hingewiesen. In den „Notizen über den Galvanotropismus“ hatte er dann des weiteren die Angabe gemacht, „daß die Krümmung der Wurzeln nicht einfach von

---

[1]) Von Pfeffer l. c. als der Nachprüfung bedürftig bezeichnet.

[2]) Unter Wendepunkt versteht man bekanntlich den Punkt, in dem eine in bezug auf eine Achse konkave Krümmung in eine konvexe übergeht und umgekehrt. In diesem Fall bedeutet also der Wendepunkt das Ende der positiven und den Anfang der negativen Krümmung.

der Stromstärke abhängig ist, sondern in hohem Grade auch von dem Querschnitt des durchflossenen Wasserquantums, und zwar so, daß die positive Krümmung um so stärker ausgesprochen ist, je kleiner der Stromquerschnitt. Die Größe $\frac{\text{Stromstärke}}{\text{Stromquerschnitt}}$ wird bekanntlich mit dem Ausdruck Stromdichte bezeichnet, und von dieser Größe hängt folglich die Krümmung ab".

Zunächst fand ich in einer Reihe von Versuchen die Angabe Brunchorsts bestätigt, daß die galvanotropischen Krümmungen tatsächlich von der Stromstärke abhängig sind. Bei der Nachprüfung der weiteren Angabe über den Einfluß der Stromdichte bediente ich mich zunächst derselben Versuchsanordnung. Zwei Glaswannen von verschiedenem Querschnitt wurden mit Leitungswasser gefüllt, mit Kohleplatten als Elektroden versehen und hintereinander geschaltet. Nach Schließen des Stromkreises ging dann dieselbe Gesamtstrommenge durch beide Wannen, jedoch war die Stromdichte eine verschiedene.

Die so angestellten Versuche ergaben übereinstimmend, daß die Krümmung nicht von der Gesamtstromstärke, sondern von der Stromdichte abhängt. Bei Gefäßen von verschiedenem Querschnitt ist die erzielte Krümmung dieselbe, wenn die Dichte des durchfließenden Stromes dieselbe ist.

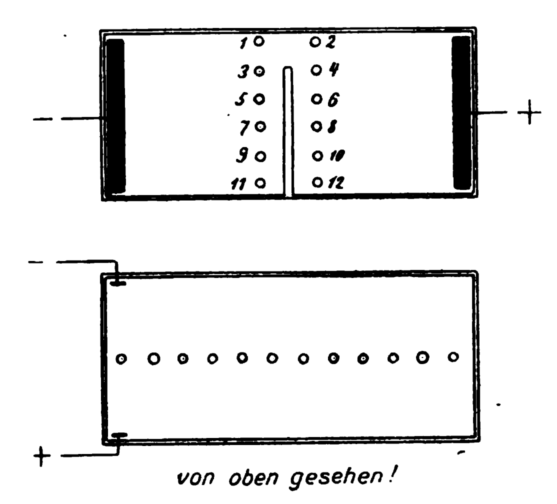


Fig. 3 und 4.

Es läßt sich übrigens auch bei konstanter Elektrodengröße unter Verwendung nur eines Versuchsgefäßes der Nachweis führen, daß die Stromdichte und nicht die Gesamtstromstärke die Rolle spielt, die etwa beim Rheotropismus der Geschwindigkeit des Wassers oder beim Heliotropismus der Lichtmenge pro Flächeneinheit zufällt. Zu diesem Zweck wurden in der Mitte eines der gewöhnlich verwendeten Versuchsgefäße (Stromquerschnitt 72 qcm) zwei Paraffinblöcke seitwärts derart angekittet, daß der Querschnitt auf eine Entfernung von 3 cm nur ein Drittel des gewöhnlichen Querschnitts, also 24 qcm betrug. Durch diese Verengerung des Querschnitts hat der Strom in dem Spalt die dreifache Dichte wie in dem übrigen Gefäß. Es wurden nun gleichzeitig Keimlinge in diesem Spalt und in ca. 2—3 cm Entfernung davor der Einwirkung desselben Stromes ausgesetzt. Dieser mit verschiedenen Stromstärken wiederholte Versuch ergab ebenfalls, daß dieselben Krümmungen nur bei denselben Stromdichten resultieren.

Auf Ungleichmäßigkeiten der Stromdichte sind auch die Verschiedenheiten der Krümmungen zurückzuführen, die man erhält, wenn man in der Mitte des Versuchsgefäßes eine Glasplatte derart ankittet, daß auf der einen Seite nur ein schmaler von oben nach unten gehender Spalt übrig bleibt (Fig. 3). Die Keimlinge unmittelbar vor diesem Durchlaß (1—6) sind dann bedeutend stärker gekrümmt als die mehr seitwärts befindlichen (7—12). Die dabei oft beobachtete schräge Einstellung der letzteren hat ihren Grund in dem entsprechenden Verlauf der elektrischen Kraftlinien.

Auf dieselbe Weise zu erklären ist auch das Resultat eines Versuches, bei dem die Elektroden — verwendet wurden hierzu zwei dünne Platinblechstreifen von 12×80 mm — sich in der in Figur 4 dargestellten Weise gegenüberstanden, während die Keimlinge in der

Längsrichtung des Gefäßes angebracht waren. Auch hier ist die Stromdichte je nach Stellung der Keimlinge eine verschiedene und dementsprechend auch die erzielten Krümmungen.

Die Angabe Brunchorsts über den Einfluß der Stromdichte ist also, wie auch diese Versuche mit konstanter Elektrodengröße zeigen, eine richtige. Es ist bedauerlich, daß Brunchorst anscheinend die Bedeutung des Begriffs der Stromdichte nicht genügend gewürdigt hat, denn sonst hätte er für sich den Schluß ziehen müssen, in seinen Versuchstabellen nicht mehr die Gesamtstromstärke bezw. die durch den Gesamtstrom gefällte Kupfermenge, sondern die auf die Flächeneinheit reduzierte Strommenge als ausschlaggebend anzuführen. Auf diese Weise hätte er auch eine Nachprüfung seiner Versuchsergebnisse leicht möglich gemacht, die jedoch so, wo sogar jede Angabe über den Querschnitt der benutzten Gefäße fehlt, aufs äußerste erschwert wird.

Auf diesen Mangel ist wohl auch der Umstand zurückzuführen, daß es Rischawi bei der Nachprüfung der Brunchorstschen Resultate nicht gelang, negative Krümmungen zu erzielen. Auch für mich bedurfte es einer großen Reihe von Vorversuchen, um zunächst einmal zu konstatieren, bei welcher Stromdichte ungefähr diese oder jene Krümmung resultierte.

Um meine Versuchsergebnisse exakt darzustellen, habe ich daher in allen folgenden Tabellen die Stromdichte (Milliampere pro Quadratzentimeter) als ausschlaggebenden Faktor zugrunde gelegt. Bei derselben Stromdichte erhielt ich unter sonst gleichen Verhältnissen mit Wurzeln derselben Pflanzenart wenigstens annähernd stets dasselbe Resultat. Damit ist gesagt, daß sich eine Nachprüfung oder Anstellung von Versuchen zu Demonstrationszwecken leicht und mit sicherem Erfolg ermöglichen läßt, im Gegensatz zu Brunchorst, der sich nach Aufzählung seiner Versuchsergebnisse zu der Bemerkung veranlaßt sieht, „daß man bei Wiederholung der Versuche nicht darauf rechnen kann, daß man bei derselben Gewichtszunahme im Kupfervoltameter (d. h. bei derselben Stromstärke) auch dieselben Krümmungen erzielen wird“.

Einfluß von Elektrodenmaterial und Elektrodengröße. Bereits Elfving hatte Versuche mit Elektroden aus verschiedenem Material angestellt und war zu dem Ergebnis gekommen, daß es für das Resultat der galvanotropischen Krümmung gleichgültig ist, ob die Elektroden aus Platin, Kohle oder Zink bestehen. Ich fand das bestätigt. Es erscheint verständlich, daß Elektroden aus Platin an sich die Zusammensetzung der Kulturflüssigkeit nicht zu beeinflussen vermögen, weil eine Zersetzung des Platins ausgeschlossen ist. Nicht ganz so selbstverständlich ist das für Kohleplatten. Unter gewöhnlichen Verhältnissen, d. h. unter Verwendung von Leitungswasser als Leitungsmedium, konnte ich ebenfalls eine Beeinflussung der Kulturflüssigkeit nicht konstatieren. Bei Verwendung der Kohleplatten in verschiedenen Salzlösungen zeigte sich jedoch, daß nach Schließen des Stromkreises zuweilen die Kohleplatten angegriffen wurden, und dadurch die Kulturflüssigkeit in den Gefäßen eine braune Färbung annahm. Von der Verwendung der Kohleplatten mußte also hier Abstand genommen werden, während sie sich als Elektroden in gewöhnlichem Leitungswasser durchaus geeignet erwiesen. — Von der Verwendung von Zinkplatten wurde abgesehen, weil stets eine Auflösung des Zinks in den umgebenden Elektrolyten zu beobachten ist.

Auf die Reinigung der Elektroden muß großer Wert gelegt werden. Wenn man längere Zeit einen Strom durch ein mit Leitungswasser gefülltes Gefäß sendet, so sieht man, daß sich an der Kathode ein weißlich grauer Überzug gebildet hat. Wechselt man dann das Wasser, vertauscht die Pole derart, daß die bisherige negative Elektrode zur positiven wird und umgekehrt, so sieht man weiter, daß nach Schließen des Stromkreises dieser Überzug

allmählich verschwindet. Während dieser Zeit angestellte Widerstandsmessungen ergeben eine ungewöhnliche Höhe des spezifischen Leitungsvermögens. Eine Änderung desselben ist aber, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden wird, für das galvanotropische Verhalten der Wurzeln von höchster Bedeutung und muß deshalb möglichst vermieden werden, um einwandsfreie Resultate zu erhalten. Aus diesem Grunde wurden die Elektroden zunächst nach jedem Versuch gereinigt, außerdem wurden niemals Elektroden, die vorher den negativen Pol gebildet hatten, zu positiven gemacht und umgekehrt. —

Brunchorst hatte die Behauptung aufgestellt, daß die Elektrodengröße die galvanotropischen Krümmungen beeinflußt. „Wenn nämlich die Größe der Elektroden bei zwei Versuchen nicht dieselbe ist, dann wird man trotz gleich großer Stromstärken ganz verschiedene Krümmungen erzielen, und zwar so, daß die stärksten positiven Krümmungen bei Anwendung der kleinsten Elektroden eintreten."

Zum Beweis dafür, daß dem nicht so ist, mögen die folgenden Versuche dienen.

Versuch 1—4.
Temperatur 21—23°.

Als Versuchsgefäße dienten die gewöhnlichen Gefäße von 72 qcm Stromquerschnitt.

Nr.	Effektive Elektrodengröße qcm	Elektrodenmaterial	Keimlinge von	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	nach 3 Stunden	nach 10 Stunden
1	72	Kohle	*Lupinus albus*	10	0,1	alle = + 20—30°	alle = { + 20° − 70°
2	3,6	Platin	„	10	0,1	alle = + 20—30°	9 = { + 20° − 70° 1 = + 30°
3	72	Kohle	*Phaseolus multiflorus*	6	0,3	alle = + 60—70°	alle = + 80—90°
4	16	Kohle	„	6	0,3	alle = + 60—70°	alle = + 80—90°

Aus den eben angeführten Versuchen — es sind das nur einige aus einer größeren Zahl — geht deutlich hervor, daß die Elektrodengröße einen Einfluß nicht besitzt. Es gelang nicht einmal bei einer zwanzigfachen Vervielfachung der Elektrodengröße (Versuch 1 und 2), einen Unterschied in den Krümmungen herbeizuführen.

Eine nach dem oben über den Einfluß verschiedener Stromdichten Gesagten selbstverständliche Voraussetzung ist es, daß man dafür Sorge trägt, daß die Stromdichte in jedem Teil des Querschnittes der Versuchsgefäße dieselbe[1]) ist. Um das auch bei kleiner Elektrodengröße zu erreichen, wurden in Versuch 2 an Stelle eines Platinstreifens von $0{,}45 \times 8$ cm (= 3,6 qcm Fläche) drei von je $0{,}15 \times 8$ cm Größe verwendet, die in der in Figur 5 ausgeführten Weise angeordnet wurden. Auf diese Weise ließ es sich ermöglichen, daß in der Mitte des Versuchsgefäßes in jedem Teil des Querschnitts die Stromdichte annähernd dieselbe war.

Brunchorst hatte sein widersprechendes Ergebnis aus folgendem Versuch abgeleitet: Zwei Gefäße, ein großes und ein kleines, wurden mit Brunnenwasser gefüllt, und durch dieselben nacheinander derselbe Strom geschickt. Die Elektroden in der großen Glaswanne

[1]) Vgl. die auf pag. 7 angeführten Versuche, bei denen absichtlich Unregelmäßigkeiten in der Stromdichte herbeigeführt waren.

waren etwa doppelt so groß wie die der kleinen. Der Effekt in den beiden Wannen war ein verschiedener; die Keimlinge der kleineren wiesen bedeutend stärkere positive Krümmungen und Schädigungen auf als die der großen. Daraus schließt Brunchorst zweierlei:

1. der Querschnitt der Gefäße ist von Einfluß,
2. die Elektrodengröße ist ebenfalls von Einfluß.

Der Fehler liegt auf der Hand: es sind zwei Faktoren, die in den beiden Gefäßen verschieden sind (Querschnitt und Elektrodengröße), und die beide Einfluß auf die Krümmungen haben können, aber nicht haben müssen, wie Brunchorst annimmt. Eine Entscheidung über den Einfluß der beiden Faktoren läßt sich erst fällen, wenn man sie beide getrennt untersucht, und das hat Brunchorst nicht getan. Eine derartige Untersuchung zeigt aber, daß die Elektrodengröße für die galvanotropischen Krümmungen bedeutungslos ist.

Das spezifische Leitungsvermögen des die Wurzeln umgebenden Mediums. Der spezifische Widerstand des Mediums, in dem die Wurzeln dem Einfluß des elektrischen Stromes ausgesetzt werden, ist von den bisherigen Forschern überhaupt nicht in Betracht gezogen worden. Daß diesem Faktor aber eine hohe Bedeutung zukommt, ergibt ein leicht auszuführender Versuch. Wenn man einen Strom von bestimmter Dichte, z. B. 0,4 Milliampere pro Quadratzentimeter, durch zwei gleich große Glaswannen sendet, von denen die eine mit gewöhnlichem Leitungswasser gefüllt ist, die andere aber Wasser enthält, dem irgend ein Salz, z. B. Kochsalz, hinzugefügt ist, so kann man nach einstündiger Einwirkung des Stroms konstatieren, daß die in der ersten Wanne befindlichen Wurzeln von *Lupinus albus* sich alle stark positiv gekrümmt haben, während die in dem verunreinigten Wasser dem Strom ausgesetzten Keimlinge noch unverändert sind.



von oben gesehen!
Fig. 5.

Woher kommt dieser Unterschied? Es liegt der Gedanke nahe, daß das Kochsalz an sich die positiven Krümmungen verhindert hat, indem es schädlich auf die Wurzel einwirkte. Für eine derartige Annahme fehlt jedoch jede Grundlage; ausgeführte Längenmessungen zeigen, daß das Längenwachstum der Wurzel durch die geringen dem Leitungswasser beigemengten Kochsalzmengen nicht beeinträchtigt wird. Außerdem führen Versuche mit bestimmt unschädlichen Salzen, wie z. B. Versuche in Knopscher Nährlösung, zu demselben Ergebnis. Desgleichen wird durch schwache Ansäuerung des Leitungswassers erreicht, daß Stromdichten, die sonst richtend auf die Wurzeln einwirken, hier nicht oder bedeutend schwächer wirken.

Wenn der Erfolg bei der Verunreinigung des Wassers durch die verschiedensten Salze und Säuren stets derselbe ist, so ist damit gesagt, daß durch die Salze und Säuren selbst das Eintreten der Krümmungen nicht verhindert bezw. verzögert wird, sondern daß ein Moment die Ursache sein muß, das unabhängig von der Natur der einzelnen Salze und Säuren seinen Einfluß geltend macht. Das ist die Änderung des spezifischen Leitungsvermögens der Flüssigkeit, in der die Wurzeln dem elektrischen Strom ausgesetzt werden.

Zum Beweise dienen die folgenden Versuche. Das spezifische Leitungsvermögen des Leitungswassers ist überall $=1$ gesetzt und das des Wassers in den anderen Gefäßen auf dieses entsprechend reduziert.

Versuch 5—8.

Material: Keimlinge von *Phaseolus multiflorus.*
In Versuch 5 ist reines Leitungswasser als Kulturflüssigkeit, in Versuch 6—8 ist zu dem Leitungswasser in verschiedenem Maße Knopsche Nährlösung hinzugefügt.
Das Wasser in den Versuchsgefäßen wurde in zweistündigen Pausen erneuert.
Temperatur in Versuch 5: 23°,
„ in Versuch 6—8: 20—21°.

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Spezifisches Leitungsvermögen	nach 1 Stunde	nach 4 Stunden	nach 8 Stunden
5	6	0,4	1	alle = + 20°	alle = + 50°	alle = + 80—90°
6	6	0,4	1,87	ganz schwach +	alle = + 30°	2 = { + 20° / — 30—40° } 4 = + 60—70°
7	6	0,4	3,3	alle gerade	alle ganz schwach +	5 = { + 10—20° / — 30° } 1 = — 45°
8	5	0,4	4,02	alle gerade	3 gerade 2 schwach —	alle = — 10—30°

Versuch 9 und 10.

Material: Keimlinge von *Pisum sativum.*
In Versuch 9 gewöhnliches Leitungswasser,
in Versuch 10 Leitungswasser unter Zusatz von Kochsalz.
Temperatur 18—19°.

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Spezifisches Leitungsvermögen	nach 1 Stunde	nach 3 Stunden
9	8	0,2	1	alle = + 30—40°	alle = + 50—70°
10	8	0,2	4,9	alle gerade	alle ganz schwach +

Versuch 11 und 12.

Material: Keimlinge von *Pisum sativum.*
In Versuch 11 gewöhnliches Leitungswasser,
in Versuch 12 destilliertes Wasser, dem ein geringer Teil (zirka 10 %) Leitungswasser beigefügt ist[1]).

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Spezifisches Leitungsvermögen	nach 12 Stunden
11	6	0,007	1	alle gerade
12	6	0,007	0,16	alle = — 50—80° teilweise schwach S-förmig

[1]) Bei Versuch 12 ist ganz besonders auf Reinlichkeit der Versuchsgefäße und Elektroden zu achten, da hier jede noch so kleine Verunreinigung das Leitungsvermögen des Wassers stark beeinflußt.

Aus den vorliegenden Versuchen ergibt sich in deutlicher Weise, eine wie hohe Bedeutung dem spezifischen Leitungsvermögen des umgebenden Mediums bei den galvanotropischen Krümmungen zukommt.

Um den Einfluß verschiedener Stromdichten einwandsfrei festzustellen, müssen natürlich störende Beeinflussungen durch Schwankungen des spezifischen Leitungsvermögens ausgeschlossen werden. Der spezifische Widerstand des Leitungswassers in den Versuchsgefäßen bleibt aber während der Versuchsdauer nie derselbe. Wie ich im vorigen gezeigt habe, müssen zunächst die zur Verwendung kommenden Elektroden möglichst sauber gehalten werden, um nicht anormale Widerstandsänderungen eintreten zu lassen. Außerdem aber ändert sich der spezifische Widerstand während jedes Versuches aus zwei Gründen:

1. findet eine Temperaturerhöhung statt, die das Leitungsvermögen verbessert,
2. wird infolge der elektrolytischen Zersetzungsvorgänge das Leitungsvermögen herabgesetzt.

Während sich die Widerstandsänderung durch Temperaturerhöhung durch geeignete Kühlvorrichtungen leicht beseitigen läßt, bedurfte es eingehender Studien, um zunächst einmal den Umfang festzustellen, in dem durch die elektrolytischen Zersetzungsvorgänge das Leitungsvermögen geändert wird. Zu diesem Zweck wurde eine größere Reihe von Versuchen angestellt, derart, daß ein Strom von genau bestimmter Stärke während einer bestimmten Zeit durch ein mit Leitungswasser gefülltes Gefäß geschickt, und vor und nach dieser Zeit der spezifische Widerstand des Wassers in diesem Gefäß festgestellt wurde. Auf Grund dieser Widerstandsmessungen ergab sich, daß das Leitungsvermögen des Leitungswassers in den von mir gewöhnlich verwendeten Gefäßen (20 × 9 × 8,5 cm) pro Milliamperestunde um 0,0625 % abnimmt (konstante Temperatur vorausgesetzt). Sendet man denselben Strom durch eines der eben erwähnten gewöhnlich benutzten Gefäße und durch ein Gefäß von demselben Querschnitt, aber kleinerem Inhalt, so findet man, daß der Widerstand des Wassers in diesem im Verhältnis zu dem Widerstand des Wassers in dem größeren Gefäß um so schneller steigt, je kleiner das Volumen des betr. Gefäßes ist. Um die Änderungen des spezifischen Leitungsvermögens auf ein möglichst geringes Maß herabzusetzen, ist es also erforderlich, möglichst große Gefäße zu verwenden.

Nun läßt sich aber in der Praxis über eine gewisse Steigerung der Gefäßgröße nicht hinausgehen. So erhebt sich die weitere Frage: bis zu welchem Grade können Schwankungen des spezifischen Leitungsvermögens für zulässig erachtet werden, und wie läßt sich dafür sorgen, daß die Schwankungen das zulässige Maß nicht übersteigen?

Die Erneuerung des Wassers in den Versuchsgefäßen durch einen ständigen Wasserstrom stieß auf Schwierigkeiten. Die Temperatur des in Betracht kommenden Leitungswassers ist eine relativ niedrige (12—14°); es wäre nötig gewesen, das Wasser vorzuwärmen und alles durchzusendende Wasser auf eine konstante Temperatur zu bringen, was jedoch die gesamte Versuchsanstellung zu einer äußerst umständlichen gemacht hätte. Dazu kamen noch andere Schwierigkeiten praktischer Natur, vor allem der Umstand, daß der eine Pol des Lichtnetzes, dem der nötige elektrische Strom entnommen wurde, mit der Erde leitend verbunden war, also eine unmittelbare Verwendung der Wasserleitung aus diesem Grunde überhaupt kaum stattfinden konnte.

So sah ich mich gezwungen, auf eine Erneuerung des Wassers durch einen ständigen Wasserstrom zu verzichten und das Wasser in bestimmten Pausen, die je nach der Stromstärke verschieden waren, durch frisches zu ersetzen.

Zunächst war es nötig festzustellen, ob bei einer bestimmten Änderung des spezifischen Leitungsvermögens nennenswerte Abweichungen in den galvanotropischen Krümmungen

resultierten, wenn die Stromdichte dieselbe blieb. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß derselbe Strom nacheinander durch zwei gleich große Gefäße geschickt wurde. In dem einen befand sich gewöhnliches Leitungswasser, in dem anderen war dem Leitungswasser so viel destilliertes Wasser zugefügt worden, daß der spezifische Widerstand um 5 % größer war als in dem ersten Gefäß. Die Versuche wurden mit Keimlingen von *Lupinus albus* angestellt und ergaben, daß ein nennenswerter Unterschied zwischen den Krümmungen in den beiden Gefäßen nicht beobachtet wurde. Eine Schwankung des spezifischen Leitungsvermögens des Leitungswassers um 5 % ließ sich demnach als zulässig ansehen.

Wenn man berücksichtigt, daß bei den von mir gewöhnlich verwendeten Gefäßen (20 × 9 × 8,5 cm) das spezifische Leitungsvermögen des Leitungswassers pro Milliamperestunde um 0,0625 % abnimmt, läßt sich mittels einer einfachen Rechenoperation für die verschiedenen Stromdichten leicht die Zeit bestimmen, in der das Wasser der Versuchsgefäße erneuert werden muß, um ein Sinken des spezifischen Leitungsvermögens um mehr als 5 % auszuschließen. Die folgende Tabelle gibt das Resultat dieser Berechnung:

Stromdichte Milliampere pro qcm	Gesamtstromstärke Milliampere	Notwendiger minimaler Wasserwechsel nach je
2	144	1/2 Std.
1	72	1 „
0,7	50,4	1 1/2 „
0,5	36	2 „
0,4	28,8	2 1/2 „
0,2	14,4	5 „
0,1	7,2	10 „
0,05	3,6	20 „

Für Gefäße von anderer Größe sind diese Zeiten natürlich entsprechend andere.

Die Zeit eines einzelnen Wasserwechsels wurde durch gleichzeitige Verwendung mehrerer großer Heber auf 8—10 Sekunden beschränkt, ein Zeitverlust, der gegenüber der sonstigen langen Einwirkungsdauer des Stromes vernachlässigt werden kann.

Die Einwirkungsdauer des Stromes. Ebenso wie es beim Geotropismus nicht gleichgültig ist, wie lange eine Wurzel aus der ursprünglichen Lage entfernt ist, ist auch für das galvanotropische Verhalten der Wurzeln die Einwirkungszeit von höchster Bedeutung. Ich werde im IV. Abschnitt genauer zu zeigen haben, in welchem Maße das der Fall ist.

Der im folgenden mitgeteilte Versuch sei ein kleines Beispiel dafür, daß der Effekt je nach der Einwirkungszeit des Stromes ein verschiedener ist.

Versuch 13 und 14.

Material: Keimlinge von *Lupinus albus*.
Stromdichte: 0,3 Milliampere pro qcm.
Temperatur: 22°.

Nr.	Einwirkungszeit	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 8 Std.	nach 24 Std.
13	1 Std.	alle = + 30—40°	alle = + 20—30°	alle = { + 20— 30° / — 40° }	alle = { + 20° / — 80° }
14	5 Std.	alle = + 30—40°	alle = + 70—80°	alle = + 90—120°	alle = + 180—270°

Die Keimlinge in Versuch 13 wurden nach 1 Stunde der Einwirkung des Stromes entzogen und in einem Gefäß mit Leitungswasser weiter kultiviert, die Keimlinge in Versuch 14

erst nach 5stündiger Einwirkung aus dem Stromkreis genommen und in derselben Weise weiter kultiviert.

Aus einem Vergleich der beiden Versuche ergibt sich, daß gleiche Stromdichten nur dann dieselbe Wirkung hervorrufen können, wenn die Einwirkungszeiten dieselben sind.

Der Wachstumszustand der verwendeten Keimlinge. Abgesehen davon, daß bei den Versuchen selbstverständlich nur gesundes und tadelloses Pflanzenmaterial zur Verwendung kam, ist es nötig, darauf zu achten, daß das Wachstum der verwendeten Keimlinge ein möglichst gleiches ist, wenn die Krümmungen, die dem Wachstum ihre Entstehung verdanken, gleichmäßig ausfallen sollen. Deshalb ist es vorteilhaft, nur Keimlinge eines bestimmten Alters zu verwenden, ferner die Temperatur in allen Versuchen gleich zu halten und außerdem einen störenden Einfluß des umgebenden Mediums auf das Wachstum auszuschließen.

Keimlinge verschiedenen Alters reagieren, wie der folgende Versuch zeigen möge, auf elektrische Reize in sehr verschiedener Weise. In einer später genauer zu beschreibenden Weise wurden Keimlinge von *Lupinus albus* in 3 prozentige Gelatine gesteckt und in dieser dem Strom ausgesetzt. Es kamen zwei verschieden alte Stadien von Keimlingen zur Verwendung; die einen hatten eine durchschnittliche Wurzellänge von 6—8 mm, die andern eine solche von 40—45 mm.

Versuch 15 und 16.

Material: Keimlinge von *Lupinus albus*.
Zahl: je 10
Stromdichte: 0,09 Milliampere pro qcm.
Temperatur: 20—22°

Nr.	Wurzellänge mm	nach 4 Stunden	nach 6 Stunden	nach 8 Stunden
15	6—8	alle gerade	alle gerade	einige ganz schwach —
16	40—45	alle schwach —	alle = — 20—30°	durchschn. = — 50°

Der Versuch zeigt deutlich, daß die Zeit, nach der die galvanotropische Krümmung einsetzt, wie auch die Intensität derselben, von der Wurzellänge, d. h. von dem Alter der betreffenden Wurzel abhängig ist. Daß die ganz jungen Keimlinge schlechter reagieren, kann man sich auf zweierlei Weise erklären: einmal kann man sich vorstellen, daß im jugendlichen Stadium der durch den elektrischen Strom hervorgerufene Reiz nicht so gut perzipiert wird, bezw. nicht so zur Geltung kommt wie bei älteren Wurzeln, daß also die „galvanotropische Stimmung" je nach dem Alter eine verschiedene ist[1]). Dafür spricht vor allem die Tatsache, daß auch bei langer Einwirkung von Strömen, die sonst mit Sicherheit negativ galvanotropische Krümmungen hervorrufen, bei derart jungen Keimlingen ein hoher Prozentsatz überhaupt nicht reagiert.

Eine weitere Erklärung ist vielleicht darin zu suchen, daß Wurzeln verschiedenen

[1]) M. Lilienfeld (Über den Chemotropismus der Wurzel. Beihefte zum Botan. Zentralblatt 1905. Bd. XIX. Abt. I. Heft 1 pag. 78) scheint eine entsprechende Beobachtung über die chemotropische Reizempfindlichkeit der Wurzel gemacht zu haben. „Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Empfindlichkeit der Wurzel gegenüber chemischen Reizen mit dem Längenwachstum fortschreitet, und daß die Wurzel desto empfindlicher gegenüber solchen Reizen ist, je länger die Wurzel ist. Das wäre verständlich, wenn man bedenkt, daß die senkrecht in den Boden treibende Wurzel eines Keimlings zunächst lediglich die mechanische Aufgabe der Festigung zu erfüllen hat, um erst, nachdem diese gesichert ist, ... für die Beschaffung der erforderlichen Nahrungsstoffe Sorge zu tragen."

Alters verschieden schnell wachsen. Die Zuwachsgrößen einer Wurzel von *Lupinus albus* betragen nach Strehl[1]) nach je 24 Stunden in Zehntelmillimetern:

58, 70, 92, 97, 165, 192, 158, 137, 122, 83, 91, 59, 25, 25, 8, 2, 0

Es ergibt sich also die Notwendigkeit, nur Keimlinge einer bestimmten Länge zu verwenden, um Verschiedenheiten in den Versuchsergebnissen vorzubeugen. Als für meine Versuchszwecke am geeignetsten erwiesen sich Keimlinge, deren Wurzeln eine Länge von 40—60 mm besaßen.

Von äußeren Faktoren, die das Wachstum der Keimlinge und damit den Verlauf der galvanotropischen Krümmungen zu beeinflussen vermögen, ist zunächst die Temperatur zu erwähnen. Ihr Einfluß macht sich natürlich um so stärker bemerkbar, je größer die Temperaturdifferenzen sind, so z. B. in dem folgenden Versuch. Je acht Keimlinge von *Pisum sativum* wurden in zwei Versuchsgefäßen unter sonst genau denselben Bedingungen einem Strom derselben Dichte ausgesetzt; jedoch wurde die Temperatur in dem einen Versuchsgefäß konstant auf 30°, die in dem andern auf 10° gehalten.

Versuch 17 und 18.

Material: Keimlinge von *Pisum sativum*.

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Temperatur	nach 2 Std.	nach 3½ Std.	nach 8 Std.	nach 10 Std.
17	8	0,03	30°	3 ganz schwach — 1 schwach + 4 gerade	alle = — 10—20°	alle = — 45—50°	alle = — 60°
18	8	0,03	10°	1 schwach + 7 gerade	alle gerade	alle annähernd gerade, vielleicht 2 ganz schwach —	4 schwach — 4 gerade[2])

Aus diesem Einfluß der Temperatur ergibt sich die Notwendigkeit, in Vergleich zu setzende Versuche bei einer bestimmten Temperatur vorzunehmen. Soweit nicht anders bemerkt, sind meine Versuche bei einer Temperatur von 21—23° angestellt worden.

Für nicht zu starke Ströme genügte der von Zeit zu Zeit aus „Widerstandsrücksichten" vorzunehmende Wasserwechsel, um allzugroßen Temperatursteigerungen vorzubeugen. Für Ströme von einer Dichte von 1 Milliampere pro Quadratzentimeter an[3]) mußte jedoch außerdem eine ständige Kühlung mittels wasserdurchströmter Kühlschlangen stattfinden.

Beim Überbringen der Keimlinge aus dem Sägemehl, in dem sie gezogen wurden, in das Wasser der Versuchsgefäße ist es nötig, starke Temperaturdifferenzen möglichst zu vermeiden, da dadurch das Allgemeinbefinden der Pflänzchen leicht leidet, außerdem als Folgeerscheinung oft auch ganz unregelmäßige und störende Krümmungen auftreten.

Das umgebende Medium kann einen verschiedenen Einfluß auf die Wurzeln ausüben. Wenn ich das Wachstum der Keimlinge in gewöhnlichem Leitungswasser als normales bezeichne, so üben im Vergleich zu diesem die Zersetzungsprodukte der Elektrolyse folgenden Einfluß aus: wenn sie in geringem Umfang vorhanden sind, wirken sie indifferent oder

[1]) R. Strehl: Untersuchungen über das Längenwachstum der Wurzel und des hypokotylen Gliedes 1874.

[2]) Temperatur in den beiden letzten Stunden auf 13,5° gestiegen.

[3]) Bei Leitungswasser als Kulturflüssigkeit. Bei Medien mit anderem spezifischen Leitungsvermögen ist diese Grenze eine entsprechend andere.

schwach wachstumsfördernd[1]); ist das Wasser durch den Strom stärker zersetzt, so nimmt die giftige Wirkung der elektrolytischen Zersetzungsprodukte zu: das Wachstum wird zuerst verlangsamt und bei genügend starker Zersetzung bald völlig sistiert.

Während es ohne große Mühe möglich ist, störende Beeinflussungen durch Temperaturschwankungen zu vermeiden, ist es mir nicht gelungen, den Einfluß der Zersetzungsprodukte in strenger Form zu beseitigen. In Wirklichkeit wurde durch einen möglichst häufigen Wasserwechsel, wie er schon aus Rücksicht auf die sonst eintretenden Schwankungen des spezifischen Leitungsvermögens vorgenommen werden mußte, in ausreichender Weise einem nennenswerten Einfluß der Zersetzungsprodukte vorgebeugt. Wenigstens wiesen Wurzeln, die in Wasser kultiviert wurden, das innerhalb der oben erwähnten Grenzen vom Strom zersetzt war, ein ganz normales Längenwachstum auf. — Bei Versuchen mit großen Stromdichten befanden sich außerdem die Elektroden in besonderen Tonzellen, so daß ein unmittelbarer Zutritt der Zersetzungsprodukte zu den Versuchspflanzen sehr erschwert wurde. (Vgl. auch pag. 44.)

Heliotropische und geotropische Nebeneinflüsse. Es ist selbstverständlich, daß eine einseitige scharfe Beleuchtung der Wurzeln während der Versuchsdauer zu Störungen in den Ergebnissen Anlaß geben würde. In bekannter Weise wurden daher die Versuche im Dunkeln angestellt. Für meine Zwecke erwies sich das geräumige Dunkelzimmer des pflanzenphysiologischen Instituts als ein sehr geeigneter Raum. Eine umständliche Verdunkelung der einzelnen Versuchsgefäße war daher im allgemeinen unnötig.

Weit weniger leicht ist eine Ausschaltung des Geotropismus. Brunchorst hatte mit Hilfe eines komplizierten Apparates (die Versuchsgefäße rotierten auf dem Klinostaten, die Stromzuführung geschah durch Schleifkontakte) es fertig gebracht, den Galvanotropismus auch ohne gleichzeitige Einwirkung der Schwere zur Geltung kommen zu lassen. — Ich habe im allgemeinen darauf verzichtet, den Geotropismus auszuschalten, da die große Anzahl meiner Versuche diese Versuchsanordnung viel zu kompliziert erscheinen ließ, und sich außerdem Mängel in anderer Hinsicht herausstellten. Eine Reihe von Parallelversuchen zeigte mir jedoch, daß die positiven Krümmungen von der Schwerkraft unbeeinflußt sind, während die negativen bei Ausschaltung der Schwerkraft um ein weniges schärfer hervortreten. Es wird später mit einigen Worten hierauf zurückzukommen sein (siehe pag. 38).

III. Der Einfluß verschiedener Stromdichten auf die galvanotropischen Krümmungen von Wurzeln verschiedener Pflanzen.

Die Versuchsergebnisse dieses Abschnitts beziehen sich auf dauernde Einwirkung des betreffenden Stromes, auf Leitungswasser der Berliner Wasserwerke als Kulturflüssigkeit, auf eine Temperatur von 21—23°, auf gesunde Keimlinge mit einer Wurzellänge von 40—60 mm. Als Versuchsgefäße dienten meine gewöhnlichen Gefäße von 20 × 9 × 8,5 cm, als Elektroden

---

[1]) Pfeffer: l. c. Bd. II pag. 339. „Die Gifte, überhaupt die chemischen Einflüsse, verursachen, wie das auch für Tiere bekannt ist, nicht nur eine Hemmung, sondern auch eine transitorische oder dauernde Beschleunigung der Gesamttätigkeit oder einzelnen Funktionen". — Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß die beim Durchgang des elektrischen Stromes stattfindenden elektrolytischen Umsetzungen und Ionenverschiebungen hier eine besondere Rolle spielen.

Kohleplatten von 68 qcm effektiver Größe. Der erforderliche Wasserwechsel fand innerhalb der früher erwähnten Grenzen statt.

Die für die größeren Stromdichten nötigen häufigen Wasserwechsel (halbstündlich und weniger) ließen sich auf die Dauer von 24 Stunden natürlich nicht durchführen. Es zeigte sich jedoch, daß bei den größeren Stromdichten das auch gar nicht nötig war. Es tritt bei diesen Versuchen bereits nach kurzer Zeit (1 Stunde und mehr, je nach Stromdichte) ein Absterben der Wurzeln ein, so daß es sich vor allem darum handelt, in dieser ersten Zeit der Versuchsdauer einen möglichst häufigen Wasserwechsel durchzuführen. Dementsprechend wurden die Zeiten zwischen den einzelnen Wasserwechseln zuerst sehr klein, gewöhnlich bedeutend kleiner als nach der Berechnung nötig, und dann größer gewählt.

Wie aus der tabellarischen Darstellung (pag. 56—65) ersichtlich, ist bei jedem Versuch nicht bloß das schließliche Resultat konstatiert worden[1]), sondern es wurde versucht, durch regelmäßige Ablesungen in bestimmten Zeitabständen ein möglichst genaues Bild von dem Einsetzen und dem Verlauf der Krümmungen zu geben. In den senkrechten Reihen der Tabellen sind die drei ersten Reihen für das Eintragen der Versuchsnummer, der Zahl der Versuchspflanzen und der Stromdichte bestimmt, die folgenden für die Ablesungen, und zwar nach $^1/_2$, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 12, 24 Stunden. Es war selbstverständlich unmöglich, bei jedem Versuch zu allen eben angegebenen Zeitpunkten die Ablesungen vorzunehmen.

Ein Vergleichen verschiedener Versuche, die bei derselben Stromdichte angestellt sind, wird oft dadurch erschwert, daß die Ablesungen zu verschiedenen Zeiten stattgefunden haben. Die graphische Darstellung ermöglicht nun, auch solche Versuche in Vergleich zu setzen, deren Ablesungen nicht in denselben Zeitabständen erfolgt sind. Zur graphischen Darstellung der einzelnen Versuchsergebnisse wurden im rechtwinkligen Coordinatensystem die Stunden als Abszissen abgetragen, während die zugehörigen Ordinaten die bei den betreffenden Stunden festgestellten durchschnittlichen Ablenkungswinkel der Wurzeln von der Vertikalen waren; und zwar wurden die Winkel der negativen Krümmung nach oben, die der positiven nach unten abgetragen. Es bedeutet also ein Punkt mit der Abszisse 3 und der Ordinate + 45: nach 3 Stunden sind die Wurzeln durchschnittlich um 45° nach dem positiven Pol zu gekrümmt (Kurve 1—28).

In Tabelle I Versuch 5 (pag. 57) beträgt die Zahl der Versuchspflanzen 10; nach 24 Stunden sind:

$$4 = -30^\circ$$
$$5 = -40^\circ$$
$$1 = -70^\circ$$

durchschnittlicher Ablenkungswinkel $= -\dfrac{120 + 200 + 70}{10} = -39^\circ$

Kommen negative und positive Krümmungen bei einem Versuch nebeneinander vor (als S-förmige oder getrennt), so ist darauf zu achten, daß die Durchschnittsberechnung getrennt vorgenommen wird; eine etwaige gegenseitige Kompensation ist nicht zulässig. Sind z. B. bei einem Versuch von 12 Keimlingen $6 = +30^\circ$ und $6 = -45^\circ$, so ist das Resultat nicht etwa $= -7{,}5^\circ$, sondern bei getrennter Durchschnittsberechnung ergibt sich für die positive Krümmung der Durchschnittswinkel $= +\dfrac{6 \cdot 30}{12} = +15^\circ$ und für die negative

[1]) Brunchorst begnügt sich in seinen Tabellen damit zu konstatieren, was schließlich aus den Wurzeln geworden ist, obwohl doch eine Angabe der Zeit, nach der er diese oder jene Krümmung beobachtet hat, sehr wesentlich wäre.

Krümmung $= -\frac{6 \cdot 45}{12} = -22{,}5^{0}$. Der Grund für diese Berechnung liegt darin, daß positive und negative Krümmungen vollständig verschiedener Natur sind, daher auch gegenseitig nicht in Rechnung gestellt werden können. In dem erwähnten Beispiel haben sich 6 Wurzeln um 30° nach dem positiven Pol zu gekrümmt, 6 haben, was die Krümmung nach dem positiven Pol zu betrifft, nicht reagiert. Und ebenso: 6 haben sich nach dem negativen Pol zu um 45° gekrümmt, 6 haben „im negativen Sinn" nicht reagiert. Daß diese andere Hälfte nun gerade nach dem positiven Pol zu gekrümmt ist, hat auf die Durchschnittsberechnung der negativen Krümmung nicht den geringsten Einfluß.

Aus dieser scharfen Trennung der positiven und negativen Krümmungen ergibt sich auch die Durchschnittsberechnung der S-förmigen Krümmungen. In Tabelle I Versuch 11 (pag. 59) ist nach 24 Stunden das Resultat das folgende (Zahl der Versuchspflanzen 10):

$$7 = \begin{cases} +20^{0} \\ -60^{0} \end{cases}$$

$$2 = \begin{cases} +10^{0} \\ -40^{0} \end{cases}$$

$$1 = \ +60^{0}$$

$$\text{positive Krümmung} = + \frac{7 \cdot 20 + 2 \cdot 10 + 60}{10} = +22^{0}$$

$$\text{negative Krümmung} = - \frac{7 \cdot 60 + 2 \cdot 40}{10} = -50^{0}$$

Entsprechend dieser getrennten Berechnung entsprechen bei der graphischen Darstellung der S-förmigen Krümmungen jeder Abszisse zwei Punkte, der eine für die negativen Krümmungen in der oberen, der andere für die positiven in der unteren Hälfte des Koordinatensystems.

Die aus den Berechnungen sich ergebenden Punkte wurden, wenn mehrere Versuche bei derselben Stromdichte vorlagen, wie das gewöhnlich der Fall war, in dasselbe Koordinatennetz eingetragen. Bei sinngemäßer Verbindung der einzelnen Punkte unter Innehaltung der bei graphischen Methoden erlaubten Korrekturen und Abweichungen ergaben sich dann die im folgenden mitgeteilten Kurven als Veranschaulichung der bei einer bestimmten Stromdichte resultierenden galvanotropischen Krümmungen.

Aus praktischen Gründen sind hier stets mehrere derartige Kurven in einem Koordinatennetz mitgeteilt; außerdem wurde von einer Einzeichnung der aus den einzelnen Versuchen herrührenden Punkte Abstand genommen. Die in den graphischen Darstellungen gleichmäßig (voll, strichpunktiert usw. gezeichneten) Kurventeile gehören entsprechend zueinander. Die an jeder Kurve befindliche Zahl bedeutet die Stromdichte, bei der die dieser Kurve zugrunde liegenden Versuche angestellt worden sind.

Die tabellarischen Belege der graphischen Darstellungen befinden sich am Schluß der Abhandlung auf pag. 56—65.

Ausführliche Versuche wurden angestellt mit den Keimlingen folgender Pflanzen, die sich in verschiedenem Maße für galvanotropische Untersuchungen geeignet erwiesen:

Phaseolus multiflorus (Tabelle I, 22 Versuche mit 187 Keimlingen), im allgemeinen sehr brauchbar, namentlich zur Untersuchung und Demonstration der S-förmigen Krümmungen.

Pisum sativum (24 Versuche mit 171 Keimlingen), ebenfalls sehr geeignet, jedoch war es öfter schwer, die nötige Anzahl tadellos gewachsener Keimlinge zu

erzielen, wodurch die Zahl der in den einzelnen Versuchen zur Verfügung stehenden Keimlinge eine sehr schwankende war.

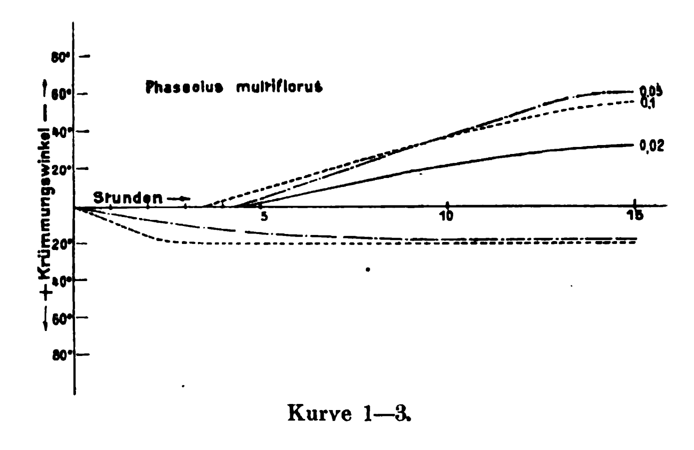
Vicia Faba (22 Versuche mit 175 Keimlingen), für die Untersuchung der negativ galvanotropischen Krümmungen nicht so geeignet, wohl dagegen für die der positiven, insbesondere auch für Versuche mit Längenmessungen.

Lupinus albus (Tabelle II, 22 Versuche mit 220 Keimlingen), ein in jeder Hinsicht ausgezeichnetes Material.

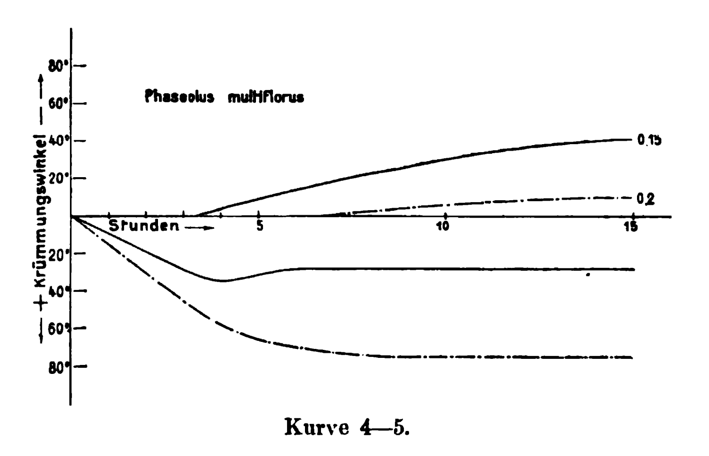
Brassica Napus (Tabelle III, 14 Versuche mit zirka 700 Keimlingen), ebenfalls sehr gut geeignet, namentlich für den Nachweis der negativ galvanotropischen Krümmungen. Die Keimlinge kamen nicht in den oben beschriebenen kleinen Kästchen zur Verwendung, sondern waren vorher auf besondere Rahmen gesät, die mit Gaze überspannt waren.

Zea mays (18 Versuche mit 138 Keimlingen), für die Untersuchung der negativ galvanotropischen Krümmungen völlig ungeeignet.

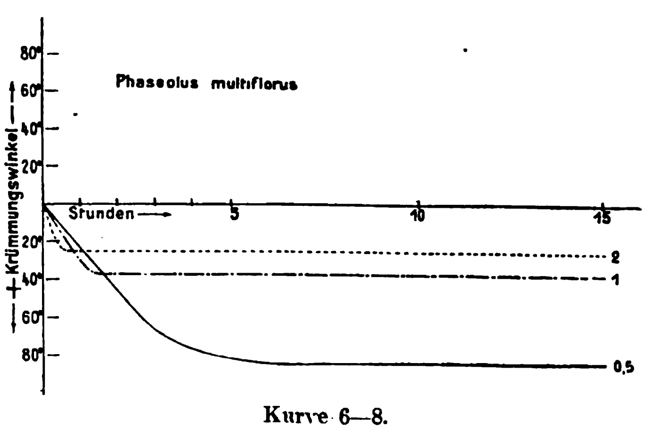
Von diesen Versuchen sind an dieser Stelle die Versuche mit *Phaseolus*, *Lupinus* und *Brassica* mitgeteilt worden. Von der ausführlichen Wiedergabe der Versuche mit *Pisum* und *Vicia* wurde abgesehen, weil sich nichts Neues im Vergleich zu den Versuchen mit *Phaseolus* und *Lupinus* ergeben



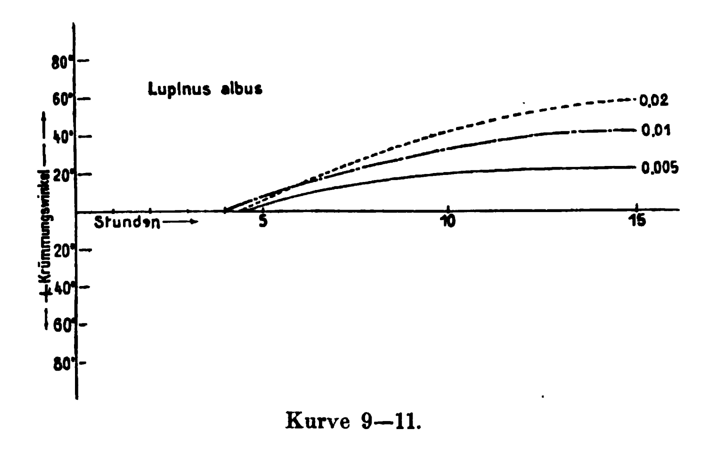
Kurve 1—3.



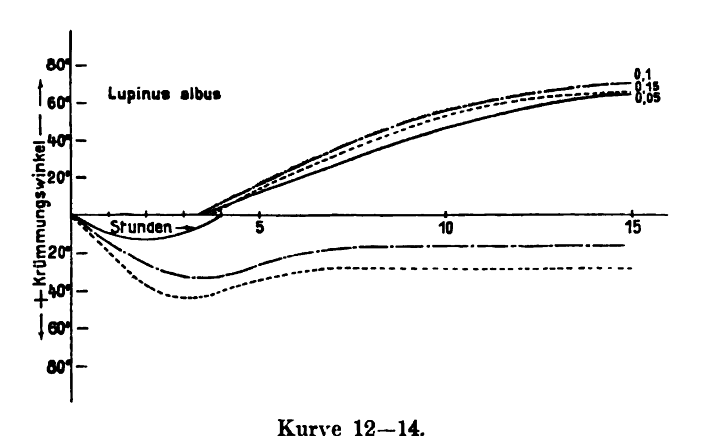
Kurve 4—5.



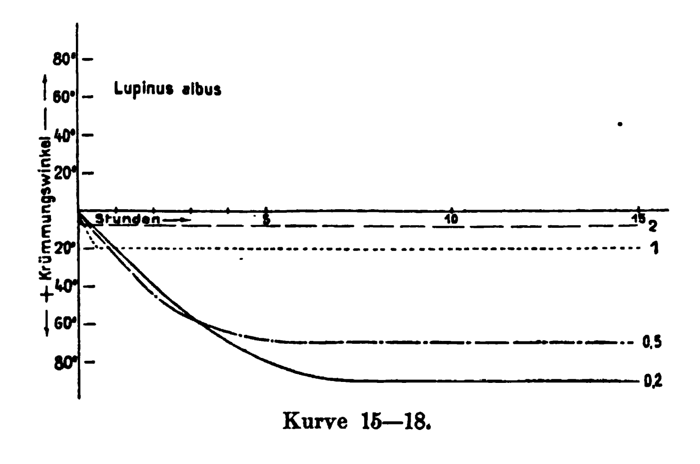
Kurve 6—8.



Kurve 9—11.



Kurve 12—14.



Kurve 15—18.

hätte, von der Wiedergabe der Versuche mit *Zea* dagegen, weil die Versuchsergebnisse hier zu unregelmäßig waren.

Aus der graphischen und tabellarischen Darstellung (Kurve 1—28) ergibt sich zunächst, daß die positiven Krümmungen sofort nach Beginn des Versuches auftreten, die negativen dagegen immer erst nach drei- bis fünfstündiger Einwirkung des Stromes. Dementsprechend ist das Kurvenbild der positiven Krümmungen von dem der negativen ein gänzlich verschiedenes. Als weiteres Ergebnis ist zu verzeichnen, daß einmal vorhandene negative Krümmungen nie an Intensität verlieren, positive dagegen sehr oft, schwache positive Krümmungen bei manchen Pflanzen (z. B. *Pisum*, *Lupinus)* nach einigen Stunden sogar wieder vollständig verschwinden.

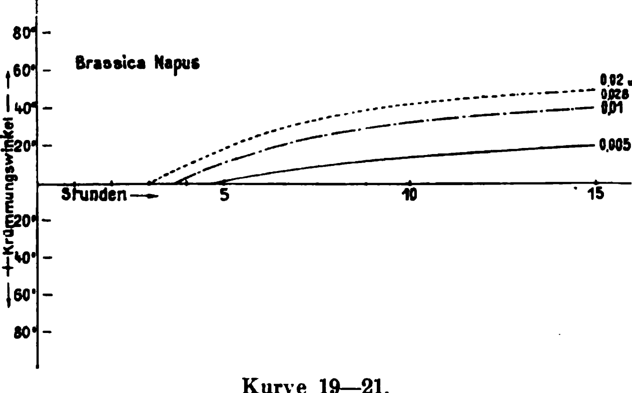
Der Einfluß verschiedener Stromdichten macht sich in folgender Weise bemerkbar:

Ein Strom von sehr geringer Dichte wirkt nicht krümmend. Von einer bestimmten Dichte an übt der Strom eine Wirkung auf die Richtung der Wurzel aus, derart, daß bei geringer Dichte rein negative Krümmungen auftreten, während bei Strömen etwas größerer Dichte gemischt negativ-positive (S-förmige) resultieren. Bei weitergehender Steigerung der Stromdichte verschwindet der negative Teil der Krümmung allmählich, sodaß rein positive Krümmungen auftreten, die mit Zunahme der Stromdichte zuerst stärker werden, um dann nach Überschreiten eines Höhepunktes allmählich wieder abzunehmen, so daß ein Strom von sehr hoher Dichte überhaupt nicht mehr krümmend wirkt.

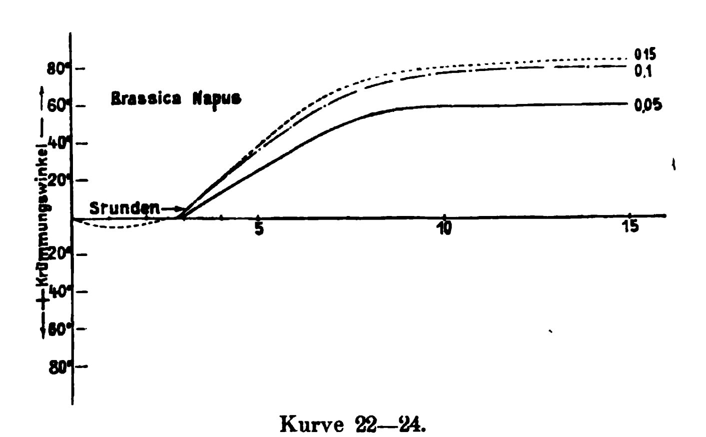
Dies Ergebnis läßt sich noch besser auf eine andere graphische Weise veranschaulichen (Kurve 29—31). Zu diesem Zweck werden in das Koordinatensystem in geeignetem Maßstabe [1]) als Abszissen die Stromdichten abgetragen, als zugehörige Ordinaten die bei dauernder Einwirkung der betr. Stromdichten entstehenden Krümmungswinkel der Wurzeln, wie sie nach 15stündiger Einwirkung des Stromes vorhanden sind. Die Krümmungswinkel werden am besten den früheren graphischen Darstellungen entnommen. Aus der sich auf diese Weise ergebenden Kurve (für *Phaseolus*, *Lupinus* und *Brassica* im folgenden wiedergegeben) läßt sich sehr anschaulich der allmählich zu- und wieder abnehmende Einfluß stärker werdender Stromdichten auf die Krümmung verfolgen, und die obere und untere Grenze sowie das Optimum der Stromdichte für die negativen und positiven Krümmungen der untersuchten Pflanzen genau feststellen.

Wie aus der Tabelle auf Seite 22 oben ersichtlich, sind die optimalen Stromdichten für negative und positive Krümmungen, die Grenzen zwischen negativ und positiv krümmenden Stromdichten usw. je nach Pflanzenart verschieden. Diese Grenze liegt z. B. bei *Brassica* sehr hoch, bei *Vicia Faba* sehr tief. Das Gebiet der negativ krümmenden Stromdichten ist, wie aus einem Vergleich der Kurven 29—31 ersichtlich, bei *Brassica* bei weitem

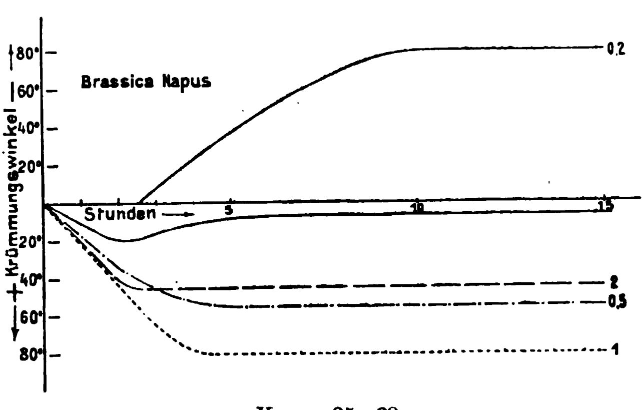
[1]) Für negativ krümmende Stromdichten z. B. 0,1 MA. = 25 mm, für positiv krümmende Stromdichten 0,1 MA. = 2,5 mm. Entsprechend diesem verschiedenen Maßstab ist das Kurvenbild ein verschiedenes (z. B. Kurve 29a und 29b).



Kurve 19—21.



Kurve 22—24.

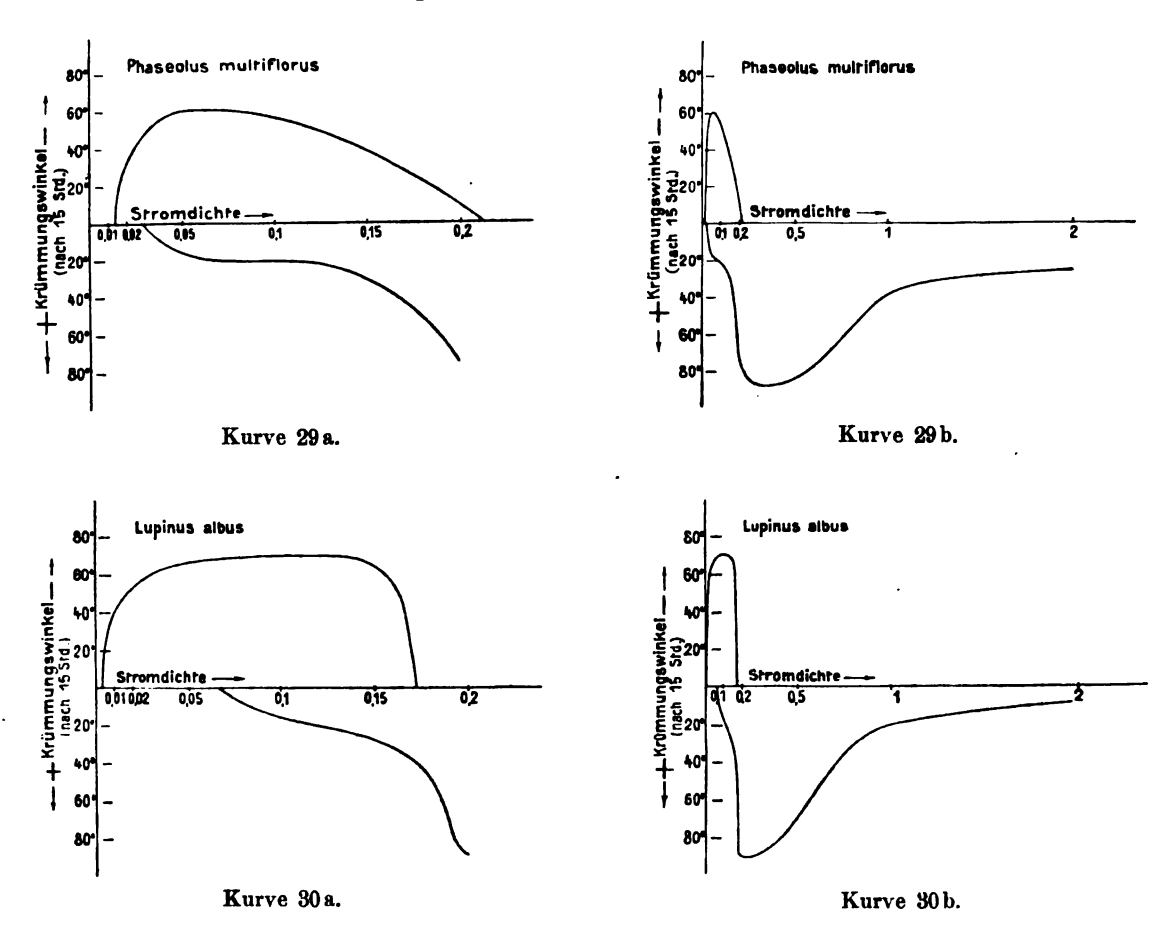


Kurve 25—28.

Keimlinge von	für die negativen Krümmungen			für die positiven Krümmungen		
	untere Grenze	Optimum	obere Grenze	untere Grenze	Optimum	obere Grenze
	der Stromdichte			der Stromdichte		
Phaseolus multiflorus	0,014	0,05—0,08	0,21	0,03	0,3 —0,4	zirka 5
Pisum sativum	0,006	0,04—0,12	0,21	0,07	0,3 —0,5	zirka 4
Vicia Faba	0,008	0,05—0,10	0,15	0,03	0,16—0,19	zirka 3
Lupinus albus	0,004	0,06—0,14	0,17	0,07	0,2 —0,3	zirka 4
Brassica Napus	0,003	0,10—0,20	0,36	0,17	0,7 —0,9	zirka 7
Zea mays	?	?	?	0,05	0,2 —0,4	zirka 5

am größten. Das erklärt auch die Tatsache, daß bei Keimlingen dieser Pflanze zuerst negativer Galvanotropismus beobachtet wurde.

Wenn man ferner in denselben graphischen Darstellungen sieht, in welchem ungleichen Größenverhältnis zueinander die positiv und negativ krümmenden Stromdichten stehen (z. B. bei



Kurve 29 a.

Kurve 29 b.

Kurve 30 a.

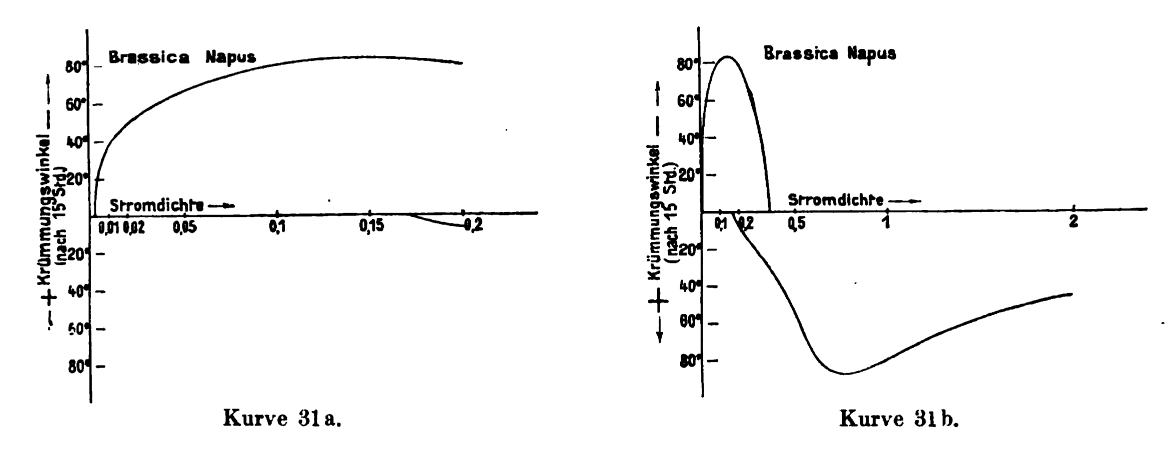
Kurve 30 b.

Lupinus albus negativ krümmende Stromdichten 0,004—0,17, positiv krümmende dagegen 0,07 bis zirka 4 Milliampere pro Quadratzentimeter), so erscheint es verständlich, daß es bei dem relativ kleinen Gebiet der negativen Krümmungen Rischawi nicht gelang, derartige Krümmungen zu konstatieren. —

Außer den eben erwähnten ausführlichen Versuchen wurden noch Versuche mit den Keimlingen folgender Pflanzen angestellt:

Vicia sativa,
Phaseolus vulgaris,
Cucurbita Pepo,
Helianthus annuus,
Brassica oleracea,
Sinapis alba,
Raphanus sativus,
Hordeum vulgare.

Diese nicht in dem gleichen Umfang angestellten Versuche haben hier keine Erwähnung gefunden, weil sie zu demselben Ergebnis führten: ein schwacher Strom wirkt negativ, ein starker positiv krümmend, während Ströme mittlerer Dichte S-förmige Krümmungen hervorrufen. Sehr schwache Ströme wirken noch nicht, sehr starke dagegen nicht mehr krümmend.



Kurve 31a. Kurve 31b.

Nachdem der Einfluß verschiedener Stromdichten auf die Richtung der Krümmung festgestellt ist, läßt sich das Ergebnis der im vorigen Abschnitt pag. 10—11 mitgeteilten Versuche, in denen das spezifische Leitungsvermögen des die Wurzeln umgebenden Mediums ein verschiedenes war, genauer deuten. Aus diesen Versuchen — es sind das übrigens nur einige wenige aus einer größeren Zahl — ergibt sich demnach folgendes:

> Je schlechter das Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ist, um so stärker ist unter sonst gleichen Verhältnissen und bei gleicher Stromdichte der Einfluß des elektrischen Stromes auf die Wurzeln,

und umgekehrt:

> Je besser das Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ist, um so geringer ist unter sonst gleichen Verhältnissen und bei gleicher Stromdichte der Einfluß des elektrischen Stromes.

Während z. B. in den Versuchen 5—10 des II. Abschnitts mit einem Steigen des spezifischen Leitungsvermögens ein Fallen des Einflusses des elektrischen Stromes Hand in Hand geht, zeigt sich in den Versuchen 11 und 12 desselben Abschnittes das Umgekehrte.

Um bei einem besser leitenden Medium dieselben galvanotropischen Krümmungen zu erzielen, muß man also die Stärke der angewandten Ströme entsprechend dem besseren spezifischen Leitungsvermögen vergrößern und umgekehrt.

Auf diese für die Erklärung der galvanotropischen Krümmungen äußerst wichtigen Tatsachen komme ich später zurück.

IV. Der Einflufs der Einwirkungszeit des Stromes auf die galvanotropischen Krümmungen.

Die Frage, welchen Einfluß die Einwirkungszeit eines Stromes von bestimmter Dichte auf das Ergebnis der galvanotropischen Krümmungen ausübt, ist bisher nicht untersucht worden.

Die Versuche über den Einfluß verschiedener Einwirkungszeiten wurden mit Keimlingen von *Lupinus albus* angestellt. Die Keimlinge wurden in bekannter Weise in Leitungswasser dem Strom ausgesetzt, nach einer bestimmten Zeit aus dem Stromkreis genommen und in gewöhnlichem Leitungswasser weiter kultiviert und dort beobachtet.

Die Resultate waren im allgemeinen zufriedenstellende. Als ungünstig erwies es sich jedoch, daß, wie auch aus den im vorigen Abschnitt mitgeteilten Versuchen hervorgeht, schon bei geringen Stromdichten nach kurzer Zeit positive Krümmungen auftreten, die zwar bis zu einem gewissen Grade nach einiger Zeit wieder verschwinden können, immerhin jedoch dadurch störend einwirken, daß die Wurzelspitze sich durch die Krümmung nach dem positiven Pol schräg zur Stromrichtung stellt und dabei in anderer Richtung als ursprünglich vom Strom durchflossen wird. Wenigstens führe ich hierauf die bei kurzer Einwirkung mittelstarker Ströme oft sich ergebenden unregelmäßigen Ergebnisse zurück.

Es erwies sich außerdem als wünschenswert, möglichst nur rein negative und rein positive Krümmungen zu erzielen, weil bei der Feststellung der Ablenkungswinkel bei S-förmigen Krümmungen sehr leicht Fehler unterlaufen.

Es fragte sich nun, auf welche Weise es sich erreichen läßt, daß möglichst entweder nur positive oder nur rein negative Krümmungen resultieren, insbesondere, daß den bei geringeren Stromdichten zuerst auftretenden und dann wieder verschwindenden positiven Krümmungen vorgebeugt wird.

Ich ging dabei von einer Beobachtung aus, auf die ich im VI. Abschnitt ausführlicher zu sprechen komme. Es beruht nämlich die zuerst auftretende positive Krümmung darauf, daß infolge der Stromwirkung in einer Region, die bei *Lupinus albus* etwa 6—16 mm von der Wurzelspitze entfernt ist, der Turgor einseitig sinkt, dadurch sich die dem positiven Pol zugewendete Seite verkürzt, und der untere Teil der Wurzel sich um diesen Drehpunkt nach dem positiven Pol zu krümmt.

Diese Drehung um einen Punkt, der relativ weit von der Wurzelspitze entfernt ist, kann verhindert oder verzögert werden, wenn man die Wurzel in einem Substrat dem Strom aussetzt, das infolge seiner festen Beschaffenheit der die Wurzel beanspruchenden drehenden Kraft genügenden Widerstand entgegensetzt. An das Substrat mußte außerdem noch die Forderung der Durchsichtigkeit gestellt werden.

Durch Lilienfelds Arbeit[1]) angeregt, stellte ich einige Vorversuche an, in denen ich die Keimlinge in 3—5 %iger Gelatine dem Strom aussetzte. Der Erfolg war der gewünschte: das Eintreten der positiven Krümmungen wurde ganz bedeutend hinausgeschoben; S-förmige Krümmungen resultierten nur noch selten, und die Grenze zwischen positiven und negativen Krümmungen war eine viel schärfere.

Die Versuchsanordnung war die folgende: Die gewöhnlichen Versuchsgefäße wurden mit einer Lösung 3 %iger Gelatine in destilliertem Wasser ausgegossen. Nach dem Erstarren wurde aus dem Gelatineblock an den Enden des Gefäßes ein 2 cm breites Stück vorsichtig ausgestochen, so daß auf jeder Seite ein 2 cm breiter Spalt entstand, der zur Aufnahme der Elektroden diente. Nach dem Einbringen der als Elektroden dienenden Kohleplatten wurde der übrigbleibende Teil des Spaltes mit Leitungswasser gefüllt, so daß der Strom von den Elektroden durch eine schmale Wasserschicht zu dem Gelatineblock gelangte, in den die Keimlinge, die am passendsten eine Länge von 30—40 mm besitzen, vorsichtig gerade hineingestoßen sind (Fig. 6). Dies Hineinstoßen läßt sich, wie schon Lilienfeld zeigte, ohne Schädigung der Pflänzchen bewerkstelligen.

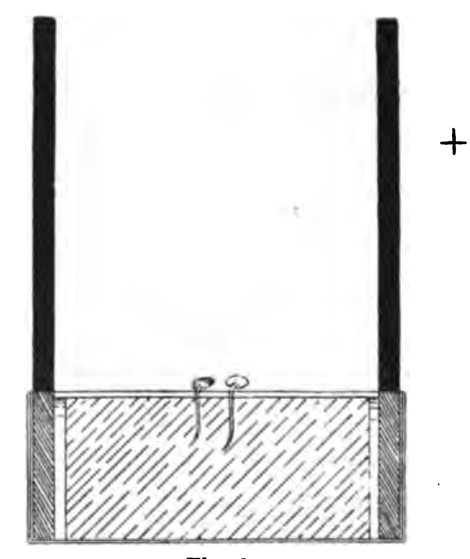


Fig. 6.

Schwierigkeiten ergaben sich, namentlich bei Anwendung stärkerer Ströme, durch die Zersetzung der Gelatine. Es zeigte sich, daß die Zersetzungen von den Elektroden aus allmählich nach der Mitte des Versuchsgefäßes vordringen. Einige Anhaltspunkte über den Umfang der Zersetzungen ergaben sich aus dem Verhalten von leicht reduzierbaren Farbstoffen, z. B. Methylenblau, die der Gelatine beigemengt waren, wobei es sich zeigte, daß innerhalb gewisser Grenzen der Stromdichte und Einwirkungszeit stets der mittlere Teil unverändert die ursprüngliche Farbe beibehält, während die Randpartien der Gelatine entweder entfärbt oder stärker gefärbt werden.

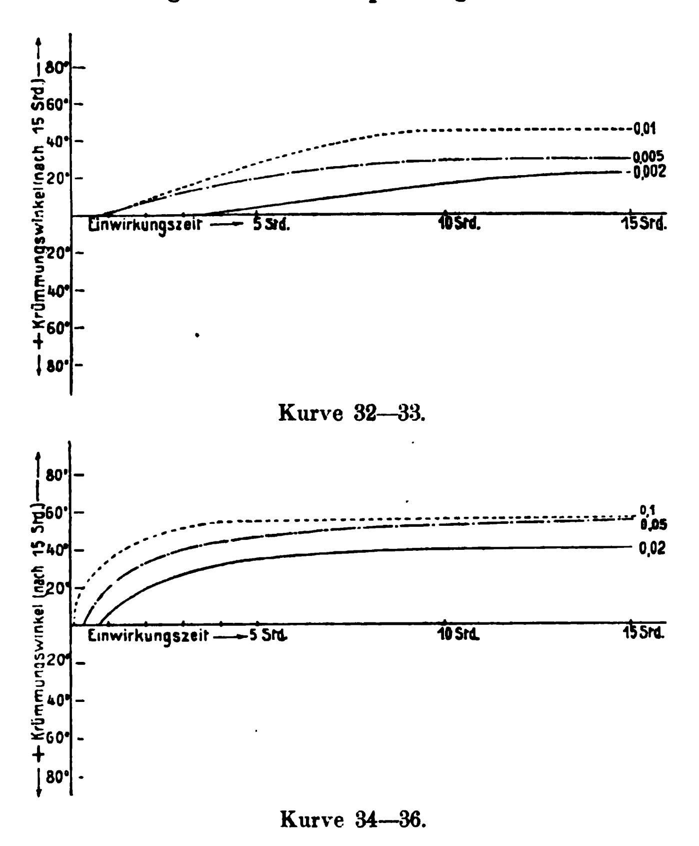
Es genügte für meine Zwecke festzustellen, ob in dem mittleren zur Aufnahme der Keimlinge bestimmten Gelatineteil bei einer bestimmten Zersetzung der Randpartien störende chemotropische Nebeneinflüsse sich bemerkbar machen. Zu diesem Zweck wurden in die Mitte der vorher von einem Strom von bekannter Dichte und Einwirkungszeit zersetzten Gelatine Keimlinge eingesteckt. Es zeigte sich, daß diese innerhalb der ersten 15 Stunden ebenso weiterwuchsen wie in gewöhnlicher Gelatine, wenn das Produkt Einwirkungszeit $\times$ Stromdichte innerhalb bestimmter Grenzen blieb. Bei starken Strömen und langer Einwirkung erwiesen sich jedoch die gewöhnlichen Gefäße als zu klein, indem die Zersetzungen sich bereits nach einigen Stunden in unzulässiger Weise der Mitte näherten. Es kam für diesen Fall ein Glasgefäß zur Verwendung, das bei demselben Querschnitt die doppelte Länge besaß. Es ist klar, daß entsprechend der doppelten Länge des Gelatineblocks derselbe Strom längere Zeit durchgehen kann, bevor sich die Zersetzungen der Mitte nähern. Außerdem konnte durch Verengerung des Querschnitts in der Mitte des Versuchsgefäßes erreicht

[1]) Lilienfeld l. c.

werden, daß auch bei langsam vorschreitender Zersetzung der Randteile sehr bedeutende Stromdichten in der Mitte zu Verfügung standen.

Als glücklicher Umstand stellte es sich wiederum heraus, daß bei Verwendung sehr starker Ströme bereits nach kurzer Zeit (eine Stunde und mehr) die Keimlinge getötet wurden, so daß eine weitere Einwirkung des Stromes überflüssig war.

Besondere Aufmerksamkeit mußte auf die Kühlung der Gelatine während des Stromdurchganges gerichtet werden. Für Stromdichten von 0,4 Milliampere pro Quadratzentimeter und mehr wurden in die Gelatine Kühlschlangen eingeschmolzen, die, um thermotropische Beeinflussungen durch Temperaturgefälle in der Gelatinelösung möglichst auszuschließen, so angeordnet waren, daß sie sich in symmetrischer Lage zu den Versuchskeimlingen befanden.



Kurve 32—33.

Kurve 34—36.

Die durch die Verwendung der Kühlschlangen eingetretene Verkleinerung des leitenden Querschnitts der Gefäße wurde bei der Berechnung der Stromdichte berücksichtigt.

Es zeigte sich ratsam, die Versuche nicht zu lange (24 Stunden) auszudehnen. Wenn nämlich ein Strom von bestimmter Dichte nur kurze Zeit eingewirkt und der Wurzel eine von der Vertikalen abweichende Richtung gegeben hat, so findet man, daß oft schon nach 24 Stunden die Wurzel geotropisch wachsend ihre Richtung wieder verändert hat. Da eine Ausschaltung der Schwerkraft aus praktischen Gründen nicht durchgeführt werden konnte, so blieb nichts übrig, als die Versuchsdauer zu verkürzen; da außerdem mit zunehmender Versuchsdauer die Gefahr chemotropischer Beeinflussung durch Diffusion irgendwelcher Stoffe in der Gelatine wächst, so wurde die Versuchsdauer auf 15 Stunden beschränkt.

Die Ablesungen wurden in derselben Weise vorgenommen wie die früheren. Die Versuchsergebnisse wurden in Tabellen eingetragen und, falls nötig, graphisch miteinander verglichen in der Weise, wie es im vorigen Abschnitt pag. 19—21 durchgeführt ist. Auf eine Wiedergabe der so erhaltenen Kurven habe ich hier verzichtet, weil sich nichts wesentlich Neues daraus ergeben hätte.

Dagegen habe ich, um bei den einzelnen Stromdichten den Einfluß verschiedener Einwirkungszeiten klar hervortreten zu lassen, eine andere graphische Darstellung durchgeführt, indem die verschiedenen Einwirkungszeiten eines Stromes derselben Dichte als Abszissen und die durchschnittlichen Krümmungswinkel, die sich bei der betr. Einwirkungszeit nach 15 Stunden — von Beginn des Versuchs an — ergaben, als zugehörige Ordinaten abgetragen

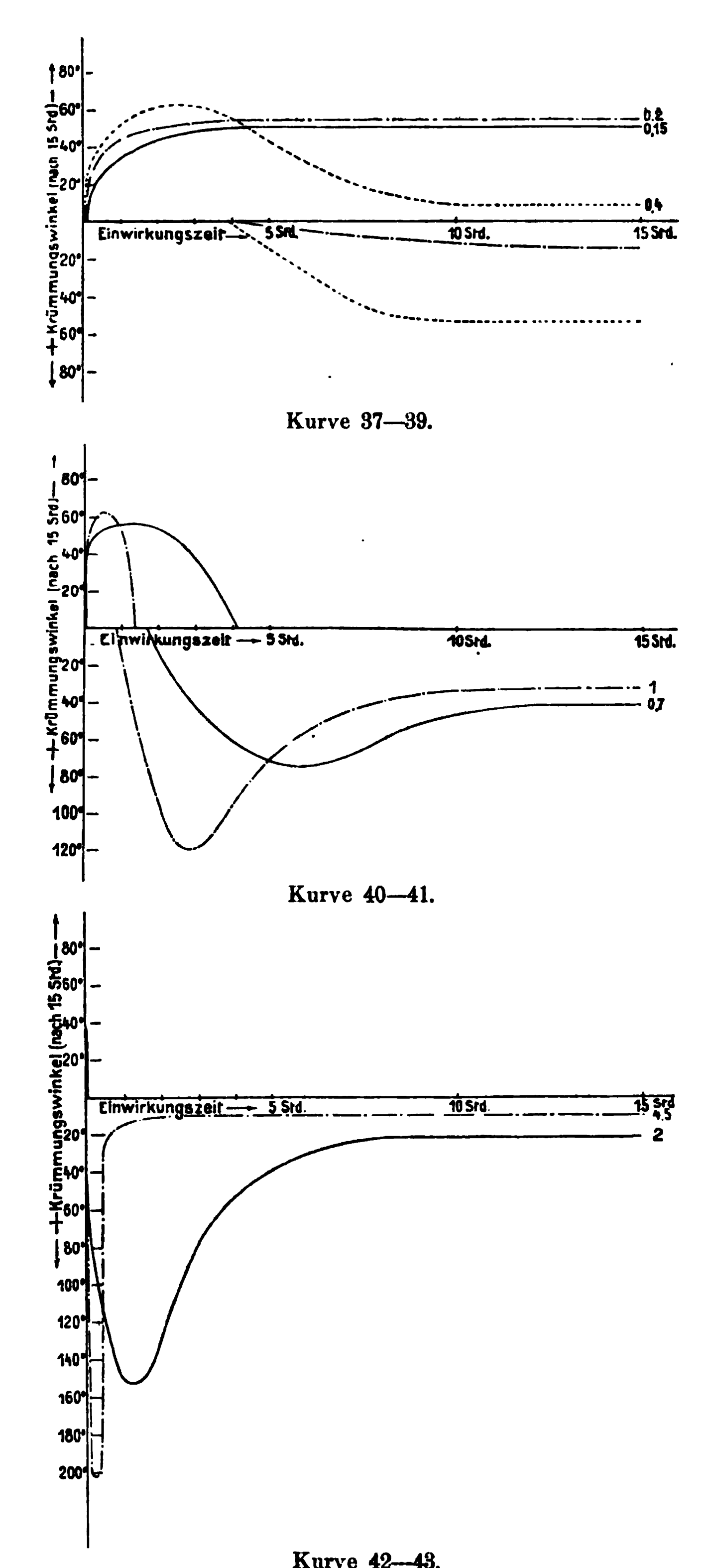
wurden. Die an jeder Kurve befindliche Zahl bedeutet die Stromdichte, bei der sich der Einfluß verschiedener Einwirkungszeiten in der durch die Kurve veranschaulichten Weise bemerkbar macht. So bedeutet bei der Kurve für die Stromdichte 0,4 der Punkt mit der Abszisse 2 und der Ordinate 61: der betr. Strom hat zwei Stunden eingewirkt; 15 Stunden nach Beginn des Versuches waren die Wurzeln durchschnittlich um 61° von der Vertikalen nach dem negativen Pol zu abgelenkt.

Gleichartig (voll, punktiert usw.) gezeichnete Kurventeile gehören zu Versuchen einer Stromdichte.

Die tabellarischen Belege der graphischen Darstellungen (Kurve 32—43) sind aus Gründen praktischer Natur nur teilweise hier mitgeteilt (Tabelle IV—XI auf pag. 66—73).

Die Versuchsergebnisse lassen sich in folgendem zusammenfassen: Wie sich zunächst aus der tabellarischen Darstellung ergibt, ist die Entstehung der negativen Krümmungen dieselbe wie bei den früher besprochenen Versuchen. Die positiven dagegen entstehen im Anfang bedeutend langsamer, weil aus den oben erwähnten Gründen die Gelatine ihrer Entstehung Widerstand entgegensetzt.

Die Einwirkungszeit ist für Ströme geringerer Dichte insofern von Bedeutung, als es einer Mindestzeit bedarf, um überhaupt Krümmungen hervorzurufen; die besten negativen Krümmungen setzen stets eine längere Einwirkungszeit voraus. Wie sich sehr deutlich aus einem Vergleich der Kurven für Stromdichten von 0,002 bis 0,1 ergibt, wird das erforderliche



Kurve 37—39.

Kurve 40—41.

Kurve 42—43.

Minimum der Einwirkungszeit mit steigender Stromdichte ein kleineres, so z. B. muß bei einer Stromdichte von 0,02 der Strom fast eine Stunde einwirken, während bei einer Stromdichte von 0,1 nur eine Einwirkungszeit von zehn Minuten erforderlich ist, um negative Krümmungen zu erzielen. Des ferneren zeigt das schnelle Ansteigen der Kurven größerer Stromdichten im Vergleich zu den vorhergehenden, daß auch die optimale Einwirkungszeit für die negativen Krümmungen um so schneller erreicht wird, je höher die Stromdichte ist.

Bei einer Stromdichte von 0,2 treten bei längerer Einwirkung (4 Stunden und mehr) die ersten positiven Krümmungen auf, teils in Kombination mit negativen als S-förmige, teils auch rein. Da die Zahl der positiv sich krümmenden Keimlinge die kleinere ist, so ist die durchschnittliche positive Krümmung keine allzu hohe.

Bei einer Steigerung der Stromdichte auf 0,4 ist zum erstenmal der bei allen höheren Stromdichten sich nun wiederholende Fall zu beobachten, daß ein Strom von geringer Einwirkungsdauer negative Krümmungen hervorruft, ein solcher von längerer dagegen positive. Zu der auch hier wieder kleiner gewordenen notwendigen minimalen Einwirkungszeit für negative Krümmungen ist also eine höchst zulässige Einwirkungszeit hinzugekommen, so daß die optimale Einwirkungszeit für negative Krümmungen jetzt eine eng begrenzte ist. Auch für die positiven Krümmungen macht sich der Einfluß der Einwirkungszeit in einer ähnlichen Weise bemerkbar. Die bei einer Einwirkungszeit von 3³/₄ Stunden zuerst auftretenden positiven Krümmungen erreichen ihre höchste Intensität bei einer Einwirkungszeit von neun Stunden und mehr; bei den Versuchen mit Stromdichten von 0,7 und 1 zeigte es sich jedoch, daß bei längerer Einwirkungszeit nur schwächere positive Krümmungen resultieren, und zwar um so schwächere, je länger die Einwirkungszeit und je stärker der Strom war. Die bei den kürzeren Einwirkungszeiten resultierenden positiven Krümmungen sind dagegen um so stärker, je stärker der Strom ist. Die notwendigen minimalen, optimalen und maximalen Einwirkungszeiten sind mit steigender Stromdichte sowohl für negative wie für positive Krümmungen weiterhin kleiner geworden, wie aus den immer mehr dem Anfangspunkt des Koordinatensystems sich nähernden Kurven ersichtlich ist.

Bei Versuchen mit Stromdichten von 2 und 4,5 ist das Gebiet der negativ krümmenden Einwirkungszeiten ein ganz minimales geworden. In der graphischen Darstellung macht es sich wegen seiner geringen Ausdehnung nur noch als eine senkrecht aufsteigende Linie bemerkbar, die fast mit der oberen Achse des Koordinatensystems zusammenfällt. Die notwendige minimale Einwirkungszeit für positive Krümmungen ist dementsprechend eine sehr kleine geworden, und auch das Optimum der Einwirkungszeit für positive Krümmungen wird sehr bald erreicht. Eine mehrstündige Einwirkung der starken Ströme ruft entweder nur noch geringe oder fast gar keine Krümmungen mehr hervor.

Der Einfluß der verschiedenen Einwirkungszeiten bei verschiedenen Stromdichten auf das Ergebnis der Krümmung läßt sich auch in der folgenden Tabelle klar verfolgen, deren Ergebnisse den vorigen graphischen Darstellungen entnommen sind.

(Siehe Tabelle S. 29.)

Die Ergebnisse der einzelnen Versuche stimmen im allgemeinen in befriedigender Weise überein. Größere Schwankungen machen sich vor allem bei den negative Krümmungen hervorrufenden Einwirkungszeiten sehr hoher Stromdichten (2 und 4,5 MA. pro Quadratzentimeter) bemerkbar. So z. B. hat sich in Versuch 11 Tabelle XI die Hälfte der Keimlinge nach dem positiven und die Hälfte nach dem negativen Pol gekrümmt; dafür, daß dies Ergebnis auf den Einfluß der Stromwirkung zurückzuführen ist, spricht vor allem, daß die Keimlinge sich nicht nach allen Richtungen, sondern nur in der Richtung des

Strom-dichte MA. pro qcm	für die negativen Krümmungen — untere Grenze der Einwirkungszeit	Optimum der Einwirkungszeit	obere Grenze der Einwirkungszeit	für die positiven Krümmungen — untere Grenze der Einwirkungszeit	Optimum der Einwirkungszeit	obere Grenze der Einwirkungszeit
0,002	3³/₄ Std.	15 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,005	50 Min.	11 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,01	60 Min.	10 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,02	45 Min.	11 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,05	20 Min.	10 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,1	8 Min.	5 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,15	8 Min	4 Std. u. mehr	∞	∞	∞	∞
0,2	4 Min.	4 Std. u. mehr	∞	4 Std.	12 Std. u. mehr	∞
0,4	3 Min.	2—3 Std.	∞	3³/₄ Std.	10 Std. u. mehr	∞
0,7	1 Min.	³/₄—2 Std.	4¹/₄ Std.	1³/₄ Std.	5—7 Std.	∞
1	30 Sek.	20—45 Min.	1 Std. 20 Min.	50 Min.	2¹/₂—3¹/₂ Std.	∞
2	3 Sek.	20—40 Sek.	1¹/₄ Min.	4 Sek.	1—1¹/₂ Std.	∞
4,5	1—2 Sek.	5—20 Sek.	40 Sek.	3 Sek.	8—15 Min.	∞[1])

Stromes gekrümmt haben; die ständig angestellten Kontrollversuche ergaben nämlich, daß die Keimlinge ohne Strom größtenteils gerade weiterwuchsen.

Ein Grund für die oben erwähnten Verschiedenheiten der Krümmungen bei den kurzen Einwirkungszeiten hoher Stromdichten dürfte darin zu suchen sein, daß die individuellen Verschiedenheiten der einzelnen Wurzeln sich bei einer sehr kurzen Einwirkung starker Ströme in höherem Maße bemerkbar machen als bei einer entsprechend längeren von mittleren und schwachen Strömen, ebenso wie z. B. ein sehr kurzer Aufenthalt in einer stark schädigenden Flüssigkeit auf die einzelnen Keimlinge in der verschiedensten Weise wirkt, während ein längerer in einem nicht so stark schädigenden Medium überall dasselbe Ergebnis, eine Verlangsamung und schließliche Sistierung des Wachstums, zur Folge hat.

Die Intensität der erzielten negativen Krümmungen ist bei allen Stromdichten bei geeigneter Wahl der Einwirkungszeit ungefähr dieselbe (maximaler Betrag der durchschnittlichen Ablenkung 60—70°).

Dagegen sind die resultierenden positiven Krümmungen insoweit von der Stromdichte abhängig, als ein Strom von sehr hoher Dichte und entsprechend kurzer Einwirkungsdauer bedeutend intensivere positive Krümmungen hervorruft als ein solcher von geringerer Dichte und längerer Einwirkungszeit.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß, wenn man von den ohne jeden Einfluß bleibenden Stromstärken absieht, sich zwei Intensitätsstufen der Stromdichte unterscheiden lassen, die jedoch durch einen ganz allmählichen Übergang miteinander verbunden sind; erstens Stromdichten, die von einer bestimmten Einwirkungszeit an ausschließlich negative Krümmungen hervorrufen, und zweitens solche, die bei einer geringen Einwirkungszeit negative, bei einer längeren dagegen positive Krümmungen verursachen. Eine Unterscheidung zwischen positiv und negativ krümmenden Stromdichten ist also nicht zutreffend, da man mit jedem positiv krümmenden Strom bei geeigneter Einwirkungszeit auch negative Krümmungen erzielen kann.

---

[1]) Bei 6 MA. pro Quadratzentimeter obere Grenze der Einwirkungszeit für positive Krümmungen ca. 1 Std.

V. Der Einfluß von Wechselströmen auf das Wachstum der Wurzeln.

Die Versuche mit Wechselströmen sind weniger deswegen angestellt worden, um etwa auftretende Krümmungen zu beobachten, als um den Einfluß eines derartigen Stromes auf das Wachstum der Wurzeln festzustellen.

Die Erzeugung des zur Verwendung kommenden Wechselstromes geschah vermittels eines nach meinen Angaben gebauten rotierenden Stromwenders, der von einem kleinen Elektromotor angetrieben wurde. Mit Hilfe verschiedener Vorgelege und geeigneter Regulierung des Motors gelang es, die Zahl der Wechsel zwischen 2 und 840 in der Minute zu variieren.

Die Strommessung geschah in der Weise, daß der zur Verwendung kommende Strom, bevor er in den Stromwender gelangte, durch ein Wasservoltameter geleitet wurde. Aus der entwickelten Wasserstoffmenge wurde unter Berücksichtigung des bei jedem Wechsel der Stromrichtung stattfindenden Zeitverlustes die Stromstärke und damit die Stromdichte bestimmt.

Die bei den einzelnen Versuchen verwendeten Keimlinge von *Lupinus albus* waren möglichst sorgfältig ausgewählt und von gleicher Länge. Nachdem in geeigneter Entfernung von der Wurzelspitze (20–30 mm) entweder mittels Tusche oder einer durch die Rinde der Wurzel gesteckten feinen Glasnadel eine Marke angebracht war, wurden die Wurzeln in Leitungswasser dem betreffenden Strom auf eine bestimmte Zeit ausgesetzt und dann in gewöhnlichem Leitungswasser weiterkultiviert. Nach 24 Stunden wurden die Zuwachsgrößen festgestellt.

Die Temperatur schwankte bei den einzelnen Versuchen zwischen 21 und 23°.

Von den angestellten Versuchen ist in Tabelle XII eine Versuchsreihe mitgeteilt (pag. 73). Die durchschnittlichen, bei Einwirkung von Strömen mit verschiedener Wechselzahl sich ergebenden Werte der Zuwachsgrößen sind die folgenden:

Versuch	Stromdichte MA. pro qcm	Zahl der Wechsel pro Minute	Einwirkungszeit des Stromes	Durchschnittlicher Zuwachs nach 24 Stunden	Kontrollexemplare: durchschnittlicher Zuwachs nach 24 Stunden	Wachstumsverzögerung
Tabelle XII						
Nr. 1	1	2,4	1 Stunde	8,9	20,8	57,5 %
Nr. 2	1	46	1 Stunde	14,9	21,9	32,0 %
Nr. 3	1	120	1 Stunde	18,9	21,4	11,7 %
Nr. 4	1	820	1 Stunde	21,9	22,3	1,8 %

Aus diesen Versuchen ergibt sich sehr deutlich, daß ein Strom um so unschädlicher ist, je öfter er in der Zeiteinheit seine Richtung wechselt. Es ist das ein sehr auffälliges Ergebnis, wenn man bedenkt, daß z. B. der menschliche Organismus einen Wechselstrom stärker empfindet als einen Gleichstrom. Im Gegensatz hierzu kann also bei der Wurzel ein Strom, der als Gleichstrom tödlich wirkt, als Wechselstrom bei genügend hoher Zahl der Wechsel unschädlich sein. Es ist nicht ausgeschlossen, daß mit einer bestimmten Steigerung der Wechselzahl sich wieder ein schädlicher Einfluß bemerkbar macht. Die Versuche sind in dieser Hinsicht noch nicht abgeschlossen, da der rotierende Stromwender die Anwendung höherer Geschwindigkeiten nicht gestattete.

Aus demselben Grunde sind auch Versuche mit intermittierendem Gleichstrom noch nicht zum Abschluß gebracht worden.

VI. Die Natur der positiven und negativen Krümmungen.

Die positiven Krümmungen. In der Betrachtung der Natur der Krümmungen ist scharf zwischen positiven und negativen Krümmungen zu unterscheiden.

Die positiven Krümmungen sollen nach Elfving und Rischawi den durch Schwere hervorgerufenen analoge Wachstumskrümmungen sein. Nach Brunchorst dagegen liegt bei ihnen eine Schädigungskrümmung vor, derart, daß auf der dem positiven Pol zugewandten Seite das Wachstum sistiert wird, und die Wurzel sich so diesem Pol zukrümmt.

Bevor ich zu den beiden eben geäußerten Ansichten Stellung nehme, schicke ich einiges über die Entstehung der positiven Krümmungen voraus.

Zur Klarlegung des Vorgangs habe ich zunächst in natürlicher Größe den Verlauf einer derartigen Krümmung bei *Lupinus albus* in Figur 7 dargestellt. Die Keimlinge, welche die abgebildeten Krümmungen ergaben, waren einem Strome von 1 MA. pro Quadratzentimeter in Leitungswasser auf 25 Minuten ausgesetzt und dann in frischem Leitungswasser weiterkultiviert.

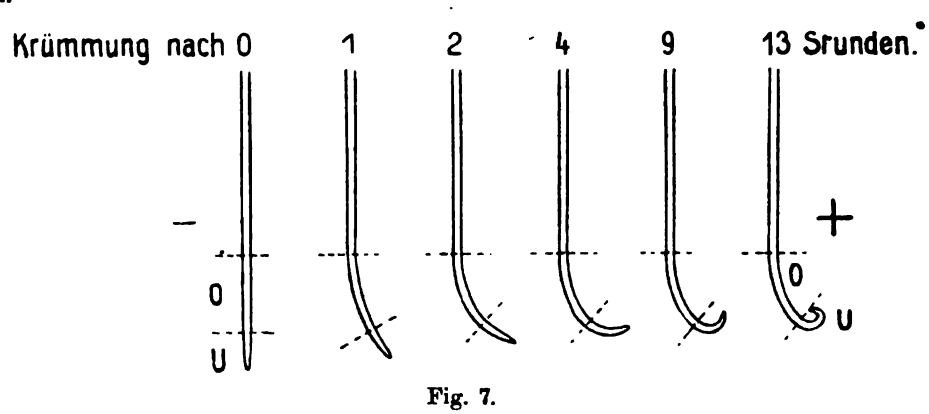


Fig. 7.

Aus den Abbildungen geht hervor, daß die volle positive Krümmung in zwei Teile zerfällt, die in räumlich verschiedenen Teilen der Wurzel stattfinden, und zwar in einem oberen dem Hypokotyl zugewendeten (mit O bezeichnet) und in einem unteren (mit U bezeichnet). Beide Krümmungszonen sind oft nicht streng voneinander geschieden, sondern gehen allmählich ineinander über. Von der Wurzelspitze aus gerechnet umfaßt die O-Zone bei *Lupinus albus* das Gebiet von 5—16 mm (im Maximum 5—20 mm), die U-Zone das von 2–6 mm (im Maximum 1—7 mm). Mit fortschreitendem Wachstum wird das Gebiet der U-Zone ein entsprechend größeres.

Was zunächst die Form der Krümmung anbetrifft, so ist zu bemerken, daß der Krümmungsradius in der O-Zone stets ein vielfaches von dem der U-Zone ist. Scharfe Krümmungen mit einem inneren Krümmungsradius von 2 mm und weniger kommen in der O-Zone überhaupt nicht vor.

Des ferneren ist die Zeit, in der die Krümmung in den verschiedenen Zonen beginnt und ihren Höhepunkt erreicht, eine verschiedene. In der O-Zone beginnt die Krümmung sofort nach Schließen des Stromkreises und erreicht ihr Maximum mit einer Ablenkung von gewöhnlich höchstens 50—60° im Durchschnitt nach spätestens 2—3 Stunden. Dagegen macht sich eine Krümmung in der U-Zone frühestens nach 1 Stunde deutlich bemerkbar, erreicht dagegen ihren Höhepunkt in sehr viel späterer Zeit (bis zu 30 Stunden). Ebenso

ist das Maximum der Krümmung in der U-Zone ein anderes; es kann unter günstigen Bedingungen bis 360°, d. h. eine volle Spiralwindung, und mehr betragen.

Inwieweit die verschiedenen Teile der Wurzel an der gesamten positiven Krümmung beteiligt sind, läßt sich auch dadurch feststellen, daß man Wurzeln in verschieden starker Weise dekapitiert. Im folgenden sind Wurzeln von *Lupinus albus*, die 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 20 mm von der Wurzelspitze aus dekapitiert waren, in Leitungswasser einem Strom derselben Dichte und derselben Einwirkungszeit (1,3 Milliampere pro Quadratzentimeter auf 25 Minuten) ausgesetzt.

Dekapitation mm	Zahl der Pflanzen	Durchschnittliche Richtung der Wurzeln nach					
		1/2 Stunde	1 Stunde	1 1/2 Stunde	2 Stunden	3 Stunden	15 Stunden
0	5	+ 10°	+ 15°	+ 25°	+ 35°	+ 50°	+ 245°
1	5	+ 10°	+ 20°	+ 30°	+ 40°	+ 50°	+ 228°
2	5	+ 12°	+ 20°	+ 26°	+ 35°	+ 45°	+ 264°
3	5	+ 10°	+ 15°	+ 25°	+ 36°	+ 48°	+ 118°
4	4	+ 12°	+ 20°	+ 30°	+ 40°	+ 45°	+ 50°
5	5	+ 10°	+ 15°	—	+ 35°	+ 50°	+ 72°
6	4	+ 10°	+ 20°	—	+ 38°	+ 45°	+ 45°
7	5	+ 15°	+ 20°	+ 28°	+ 32°	+ 40°	+ 38°
8	5	+ 10°	+ 15°	+ 25°	+ 30°	+ 30°	+ 30°
10	5	+ 10°	+ 10°	—	+ 20°	+ 20°	+ 24°
12	5	+ 6°	+ 10°	—	—	—	+ 10°
20	5	—	0°	—	—	0°	+ 0°

Aus dem Vergleich der erzielten Krümmungen ergibt sich zunächst, daß die Wurzelspitze für die positive Krümmung ohne Bedeutung ist. Außerdem lassen sich, entsprechend den verschiedenen Dekapitierungen, drei Fälle unterscheiden, wenn man die Übergangsstadien außer Betracht läßt:

1. Intakte oder derart dekapitierte Wurzeln, daß die wachstumsfähige Region unbeschädigt bleibt, ergeben die vollen positiven Krümmungen.
   Dekapitation: 0—2 mm.
   Krümmung nach 15 Stunden: + 246°.
   Tätige Zone: O + U.
2. Dekapitierte Wurzeln, bei denen die wachstumsfähige Region beseitigt ist, ergeben positive Krümmungen, die nach spätestens 2 Stunden ihr Maximum erreichen. Eine nachträgliche Steigerung der Krümmung findet nicht statt.
   Dekapitation: 4—7 mm.
   Krümmung nach 15 Stunden: + 51°.
   Tätige Zone: O.
3. Ist auch der oberhalb der wachstumsfähigen Zone gelegene Wurzelteil O beseitigt, so resultieren überhaupt keine Krümmungen mehr.
   Dekapitation: 15 mm und mehr.

Der Einfluß der verschiedenen Wurzelteile zeigt sich hier ebenfalls sehr deutlich, und es ergibt sich ebenso wie aus den Abbildungen, daß das anfängliche sofortige Auftreten der positiven Krümmungen auf Rechnung der O-Zone, das nachträgliche Stärkerwerden dagegen auf Rechnung der U-Zone zu setzen ist.

Das ergibt sich auch aus dem folgenden. Wählt man die Stromdichte so, daß bei einer Einwirkung des Stromes von 1 1/2—2 Stunden das Wachstum der Wurzel zum Stillstand gebracht ist, was bei Keimlingen von *Lupinus albus* und Leitungswasser als Medium etwa

bei einer Stromdichte von 0,9 MA. pro Quadratzentimeter der Fall sein dürfte, so sieht man bei dauernder Einwirkung des betreffenden Stromes, daß die stattgefundene positive Krümmung nur die O-Zone umfaßt, weil die später eintretende Krümmung der unteren Zone durch den Tod der Pflanze[1]) unmöglich gemacht wird; dementsprechend ist auch die hier resultierende Krümmung nur eine geringe.

Bei ganz jungen Wurzeln andrerseits, d. h. bei Wurzeln von einer Länge von weniger als 10 mm, spielt sich dagegen nur der zweite, auf Krümmung der U-Zone beruhende Teil ab, weil der Wurzelteil, in dem sich der erste Teil der Krümmung vollziehen würde, hier noch nicht ausgebildet ist. Deswegen machen sich positive Krümmungen bei derart jungen Wurzeln immer erst nach 1—2 Stunden bemerkbar, können aber bei geeigneter Wahl der Stromdichte und der Einwirkungszeit sehr hohe Beträge erreichen.

Daß die volle positive Krümmung sich aus zwei auf verschiedene Weise entstehenden Einzelkrümmungen zusammensetzt, ergeben noch deutlicher die folgenden Erwägungen über die Natur der beiden Einzelkrümmungen.

Zunächst ist zu berücksichtigen, daß die O- und U-Zone morphologisch verschiedenartige Wurzelteile sind; in der O-Zone ist das Längenwachstum gewöhnlich abgeschlossen, während in die U-Region das Gebiet des intensivsten Längenwachstums fällt. Es ist also die Annahme wahrscheinlich, daß die Krümmung sich in den beiden Teilen in verschiedener Weise vollzieht.

Dafür sprechen auch genaue Längenmessungen. Teilt man die Wurzel in bekannter Weise durch Tuschemarken in gleiche Abschnitte von 1 oder 2 mm ein, so ergibt sich, daß in der O-Region während der Entstehung der Krümmung die negative Wurzelseite konstant bleibt, während die positive sich verkürzt; in der U-Zone dagegen bleibt die positive Seite konstant oder weist ein im Verhältnis zur anderen Seite sehr geringes Wachstum auf, während die negative sich verlängert.

Auch das Verhalten der einzelnen Teile der vollen positiven Krümmung ist ein verschiedenes, wenn man die Wurzel durch Hineinbringen in geeignete Lösungen plasmolysiert. Zur Plasmolyse kamen nach Reinhardt[2]) Lösungen von Salpeter ($NaNO_3$) und Rohrzucker, namentlich die letztere, als geeignet in betracht. Es ergab sich, daß die Krümmungen der O-Zone oft schon fast unmittelbar nach dem Hineinbringen in die plasmolysierende Flüssigkeit verschwanden, auch wenn diese Krümmungen vorher sehr bedeutende Beträge erreicht hatten (40—50°). Dagegen wurde ein Zurückgehen der U-Krümmungen nie beobachtet.

Die Ergebnisse der Längenmessung und die plasmolytischen Versuche rechtfertigen zunächst die Trennung der vollen positiven Krümmungen in zwei Einzelkrümmungen und geben gleichzeitig Anhaltspunkte für die Natur derselben: Die Krümmungen der O-Zone beruhen auf einer einseitigen Turgorschwankung, die der U-Zone dagegen auf ungleichseitigem Wachstum.

Daß die in der O-Zone sich vollziehende Krümmung nicht auf Wachstum zurückzuführen ist, dafür sprechen außerdem einige Versuche, in denen die Wurzeln bei einer so niedrigen Temperatur einem starken Strom ausgesetzt wurden, daß ein Wachstum ausgeschlossen war; es resultierten nur schwache positive Krümmungen, und zwar nur in der

---

[1]) Die Frage, wann der Tod der Wurzel eintritt, ist ohne weiteres nicht zu beantworten, weil dem Tod ein Starrezustand voranzugehen scheint, ähnlich wie ihn Körnicke bei Bestrahlung der Pflanzen durch Radium beobachtet und als „Radiumstarre“ bezeichnet hat. Vgl. Körnicke, Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft, Juli- und Oktoberheft 1905.

[2]) Reinhardt: Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Festschrift für Schwendener 1899 pag. 430.

O-Zone, während die auf Wachstum zurückzuführenden Krümmungen der U-Zone hier ausblieben.

Ebenso wie die meisten auf Turgorschwankungen zurückzuführenden Bewegungen haben auch die Krümmungen der O-Zone die Eigenschaft, sehr schnell große Intensität anzunehmen. Es ist keine Seltenheit, daß sich bereits 1/4 Stunde nach Schließen des Stromkreises Krümmungen von 30—40° konstatieren lassen.

Wenn man ferner Wurzeln in 3—5prozentiger Gelatine dem elektrischen Strom aussetzt, so wird, wie oben (pag. 25) gezeigt, durch das relativ feste umgebende Medium der Eintritt des zeitlich ersten, auf Turgorschwankung beruhenden Teiles der positiven Krümmung größtenteils verhindert bezw. verzögert. Zieht man eine Wurzel, die man in diesem Medium einem starken Strom ausgesetzt hat, nach einigen Stunden heraus, so sieht man, daß die Wurzelspitze in der Richtung nach dem früheren positiven Pol sich plötzlich herumkrümmt, so daß die in der Wurzel sichtlich vorhandenen Spannkräfte ausgeglichen werden. Eine derartige plötzliche Krümmung ist natürlich durch Wachstum nicht erklärlich.

Auch eine bei den Versuchen mit geringen und mittleren Stromdichten und bei stärkeren von entsprechend geringerer Einwirkungszeit auffallende Erscheinung muß an dieser Stelle erwähnt werden: die im Anfang hier oft auftretenden positiven Krümmungen werden nach einiger Zeit schwächer oder verschwinden wieder vollständig: sie haben ihren Grund in einer vorübergehenden Turgorschwankung der O-Zone. Dagegen ist ein nachträgliches Schwächerwerden von Krümmungen der U-Zone nie beobachtet worden, weil diese eben auf Wachstum beruhen.

In wie hohem Maße Turgorschwankungen auf die Länge und die Form der Wurzel von Einfluß sind, hat bereits Sachs[1]) konstatiert, indem er Verkürzungen bis zu 12% durch Wasserverlust und Sinken des Turgors feststellte. Auf diese Verkürzungen, die, wie Sachs ausdrücklich feststellt, nicht nur die wachstumsfähige Zone, sondern auch den oberhalb derselben befindlichen Wurzelteil in hohem Maße betreffen, und auf die einseitige Wiederherstellung der ursprünglichen Länge infolge Turgorsteigerung der das Wasser berührenden Zellen führt Sachs sehr richtig die Erscheinung zurück, daß etwas welke Wurzeln, auf Wasser gelegt, nach oben konkav werden. In analoger Weise[2]) krümmt sich die Wurzel eines Keimlings, die flach auf eine 10%ige Salzlösung gelegt ist, nach abwärts; die obere Seite, welche keine Änderung des Turgors erfahren hat, wird konvex. Diese Krümmung kann in beiden Fällen, wie ich mich überzeugte, sich so schnell vollziehen, daß man sie mit den Augen verfolgen kann. Außerdem zeigten mir die mit Keimlingen von *Lupinus albus* angestellten Versuche, daß die Krümmung zum größten Teil nicht in der wachstumsfähigen Region[3]), sondern in der Zone erfolgt, welche ich im obigen als O-Zone bezeichnet habe, so daß die Tatsache, daß die durch den elektrischen Strom hervorgerufenen positiven Krümmungen zuerst in dieser Zone auftreten, hierdurch verständlich wird.

Daß tatsächlich beim Durchgang des elektrischen Stromes eine einseitige Turgorverminderung infolge Wasseraustritts aus den Zellen der positiven Wurzelseite erfolgt, bestätigt die mikroskopische Untersuchung. Bei Querschnitten durch Wurzeln, die einige Zeit der Einwirkung des Stromes ausgesetzt waren, zeigt sich stets, daß die Interzellularen auf der

---

[1]) Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, 1874, I. Bd. pag. 395.

[2]) Wiesner, Berichte der Wiener Akademie 1884, 89. Bd., I. Abt. pag. 270.

[3]) Vergl. übrigens Molisch: Untersuchungen über den Hydrotropismus. Berichte der Wiener Akademie 1883, Band 88, I. Abt. pag. 919. Wenn Molisch sagt, daß sich hierbei die Krümmung „in der gewöhnlichen Krümmungszone“ vollzieht, womit doch wohl die Zone des stärksten Wachstums gemeint ist, so ist diese Angabe nach meinen Versuchen eine unzutreffende.

positiven Wurzelseite mit Wasser gefüllt sind, was auf einen Wasseraustritt der benachbarten Zellen schließen läßt. Der Einwand, daß infolge der Stromwirkung Wasser von außen in die Interzellularen eingepreßt wird, ebenso wie es durch die Poren einer Tonplatte hindurchgepreßt wird, ist deswegen hinfällig, weil das durchwandernde Wasser schließlich auch die Interzellularen der anderen Seite füllen müßte; das ist aber nicht beobachtet worden. Außerdem müßten in diesem Fall die Interzellularen stets bereits während des Stromdurchganges mit Wasser gefüllt sein; in Wirklichkeit ist aber, wenn man z. B. einen Strom von 1 MA. pro Quadratzentimeter auf 5 Minuten einwirken läßt, nach Ablauf dieser Zeit ein Wasseraustritt noch nicht zu konstatieren, wohl dagegen nach einer weiteren halben Stunde, während der die Wurzeln keinem Strom ausgesetzt waren.

Die in der O-Zone stattfindende, auf Turgorschwankungen zurückzuführende Krümmung ließe sich als eine Reizbewegung erklären, derart, daß infolge einer Reizwirkung des Stromes Schwankungen des Turgors eintreten, die zu Krümmungen führen. Diese Krümmungen können dann entweder wieder verschwinden, oder sie können, wie die Versuche zeigen, zu dauernden werden. In diesem Falle würde, wie man glauben könnte, ein Analogon vorliegen zu der Angabe Kohls[1]), nach der die geotropische Krümmung, im besonderen die Krümmung eines negativ geotropischen Stengels, keine Wachstumserscheinung, sondern zunächst nur eine Gewebespannungserscheinung ist, die erst nach einer gewissen Zeit durch Membranenwachstum irreparabel gemacht wird.

Ohne auf die Frage nach der Möglichkeit und Richtigkeit einer derartigen Erklärung geotropischer Krümmungen einzugehen, läßt sich hier der Nachweis führen, daß von einer Reizbewegung bei den positiven Krümmungen der O-Zone überhaupt nicht die Rede sein kann, daß vielmehr das einseitige Sinken des Turgors auf einer einseitigen Schädigung der Wurzel beruht.

Zunächst konnte ich in Bestätigung der Brunchorstschen Untersuchungen in der Tat feststellen, daß Wurzeln mit starken positiven Krümmungen fast ausnahmslos absterben, und zwar zunächst auf der dem positiven Pol zugewandten Seite. Das gilt hauptsächlich für Versuche, in denen starke Ströme längere Zeit einwirkten, während derartige Ströme von entsprechend kürzerer Einwirkungsdauer nicht tötlich zu wirken brauchen.

Einen weiteren Grund fand ich darin, daß die positiven Krümmungen um so schneller an Intensität zunehmen, je größer die Stromdichte ist, und je schneller schließlich das Wachstum sistiert wird und das Absterben erfolgt. Wie aus den graphischen Darstellungen auf pag. 19—21 ersichtlich, steigt mit zunehmender Stromdichte der nach einer bestimmten Zeit, z. B. ½ Stunde, erreichte Ablenkungswinkel von der Vertikalen, während gleichzeitig von einer bestimmten Stromdichte an der schließlich erreichte Höchstbetrag der Krümmungen fällt. Das wird, wie man sich leicht überzeugt, dadurch bedingt, daß nach einer bestimmten Zeit, die je nach der Stromdichte verschieden ist, der Tod der Pflanze eintritt. So z. B. macht sich das für *Phaseolus multiflorus* in der folgenden Weise bemerkbar.

Stromdichte	Richtung der Wurzel nach ½ Stunde	Tod der Pflanze nach	Richtung der Wurzel nach 15 Stunden
0,5	+ 12°	frühestens 6 Stunden	+ 84°
1	+ 16°	1¼—1½ Stunde	+ 37°
2	+ 24°	½ Stunde	+ 25°

1) Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen, 1894.

Aus diesem Grunde resultieren bei den höheren Stromdichten scharfe positive Krümmungen nur dann, wenn man durch rechtzeitiges Öffnen des Stromkreises einem tötlichen Einfluß vorbeugt.

Auch in dem folgenden leicht anzustellenden Versuch ist ein Beweis dafür zu erblicken, daß die positive Wurzelseite die zuerst geschädigte ist. Es ist bekannt, daß gewisse Farbstoffe eher von getöteten und erkrankten Zellen aufgespeichert werden als von intakten. Setzt man eine Wurzel kurze Zeit einem starken elektrischen Strom aus und bringt dieselbe dann auf einige Zeit in eine schwache Methylenblaulösung, so findet man bei der mikroskopischen Untersuchung der Wurzel, daß das Methylenblau auf der positiven Wurzelseite bedeutend tiefer eingedrungen und stärker gespeichert ist als auf der negativen, ein Zeichen, daß wirklich die dem positiven Pol zugewandte Seite geschädigt ist.

Die oben angeführten Punkte genügen, um den Nachweis einer Schädigung der Wurzel, insbesondere einer einseitigen Schädigung der positiven Wurzelseite zu erbringen und damit den Wasseraustritt der Zellen, die Turgorschwankung und den darauf zurückzuführenden ersten Teil der positiven Krümmung zu erklären.

Es fragt sich weiter, ob vielleicht in der in der U-Zone auftretenden Krümmung eine paratonische Wachstumsbewegung zu sehen ist. Dagegen sprechen zunächst die oben angeführten Gründe, aus denen eine Schädigung der positiven Wurzelseite hervorgeht. Daß diese sich auch auf die wachstumsfähige Zone erstreckt, läßt sich auch aus der späten Eintrittszeit und der langsamen Zunahme der negativen Krümmungen erkennen, wie unten gezeigt werden wird.

Die Annahme, daß auch die positive Krümmung der U-Zone auf einer einseitigen Schädigung beruht, wird durch angestellte Längenmessungen zur Gewißheit. Es zeigt sich, daß bei Verwendung starker Ströme das Wachstum vollständig sistiert werden kann, während die negative Seite, wenn auch oft nicht so stark wie vorher, weiterwächst. Nach den Untersuchungen von Sachs[1]) wird aber bei einer typischen paratonischen Wachstumsbewegung, wie es die geotropischen Krümmungen sind, das Wachstum der konkaven Seite nicht sistiert, sondern nur verlangsamt, während das der konvexen Seite etwas beschleunigt wird.

Die positive Krümmung der U-Zone ist also keine paratonische Wachstumsbewegung, sie hat vielmehr ihren Grund in einer einseitigen Wachstumshemmung der positiven Wurzelseite.

Die Trennung der positiven Krümmung in zwei auf verschiedene Weise entstehende Teile gibt übrigens auch eine Erklärung für den eigenartigen Kurvenverlauf der positiven Krümmungen in den auf pag. 22—23 gegebenen graphischen Darstellungen (Stromdichten als Abszissen, Krümmungswinkel als Ordinaten). Hauptsächlich bei *Lupinus* und *Phaseolus*, weniger deutlich bei *Brassica*, zeigt die Kurve der positiven Krümmung in einer Höhe von + 20—30° eine Unregelmäßigkeit im Steigen: sie steigt zuerst sehr schnell bis auf ungefähr 20°, bei einer weiteren Steigerung der Stromdichte zunächst sehr langsam auf 30—40°, um dann mit zunehmender Stromdichte wieder sehr schnell weiterzusteigen. Dies Verhalten hat seinen Grund darin, daß die Krümmungen bis zu 40° größtenteils auf Rechnung der O-Zone zu setzen sind und bereits bei geringen Stromdichten auftreten. Um eine weitere Steigerung der positiven Krümmungen zu erzielen, bedarf es einer so starken einseitigen Schädigung der U-Zone, daß das Wachstum auf der positiven Wurzelseite dauernd sistiert oder sehr stark gehemmt wird; dazu gehört, wie die Versuche zeigen, eine ganz bedeutende

---

[1]) Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg 1872, Bd. 2 pag. 193.

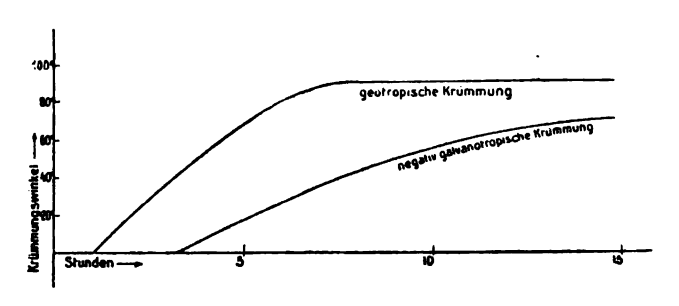
Steigerung der Stromdichte; daher der eigenartige Verlauf der Kurve, die den Einfluß verschiedener Stromdichten auf die Krümmung veranschaulicht.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die positive Krümmung eine Schädigungskrümmung ist, die sich aus zwei Teilen zusammensetzt: der zeitlich erste, in einer oberhalb der wachstumsfähigen Zone gelegenen Region stattfindende Teil beruht auf einer Turgorschwankung, die einer einseitigen Schädigung der Wurzel ihre Entstehung verdankt; der andere, in der wachstumsfähigen Region der Wurzel vor sich gehende Teil, dem vor allem das nachträgliche Stärkerwerden der Krümmung zuzuschreiben ist, beruht auf einer einseitigen Wachstumshemmung der positiven Wurzelseite.

Dementsprechend ist die Bezeichnung dieser Krümmungen als „positiv galvanotropische“ eine unzutreffende; ich habe sie einfach als „positive Krümmungen“ bezeichnet.

Die negativen Krümmungen. Nach Brunchorst sind im Gegensatz zu den positiven Krümmungen die negativen den durch Schwere hervorgerufenen gleichwertig. Einen Beweis dieser Angabe gibt der genannte Forscher nicht.

Daß zunächst die negativen Krümmungen auf Wachstum beruhen, ergeben entsprechende Versuche mit Plasmolyse, in denen die Krümmungen erhalten bleiben, und mit Temperaturen unter der Wachstumsgrenze, bei denen trotz geeigneter Wahl der Stromdichte und Einwirkungszeit keine negativen Krümmungen auftreten.



Zur weiteren Untersuchung versah ich in bekannter Weise Wurzeln von *Lupinus albus* in Abständen von 1 und 2 mm mit feinen Tuschemarken. Die Wurzeln wurden dann einem Strom ausgesetzt, dessen Dichte so gewählt war, daß mit Sicherheit negative Krümmungen erzielt wurden. Gleichzeitig wurden Wurzeln, die in derselben Weise gezeichnet waren, wagerecht gelegt, um zu Vergleichszwecken geotropische Krümmungen zu erzielen. Es zeigte sich, daß die negativ galvanotropischen und geotropischen Krümmungen, soweit sich das aus einem Vergleich der Krümmungen und der durch Wachstum auseinandergezogenen Tuschemarken ersehen läßt, auf dieselbe Weise entstehen[1]).

Auch die graphische Darstellung der geotropischen Krümmungen gibt ein den negativ galvanotropischen ähnliches Bild. In analoger Weise wie früher wurden in regelmäßigen Zeitabständen von Beginn des Versuches an, d. h. vom Wagerechtlegen der Wurzeln an, die Ablenkungswinkel geschätzt und als Ordinaten zu den Stunden als Abszissen eingetragen. Auf diese Weise ergibt sich die obenstehend dargestellte Kurve. Die andere Kurve stellt den Verlauf einer negativen Krümmung dar, bei dauernder Einwirkung eines Stromes von 0,1 MA. pro Quadratzentimeter (aus Tabelle II, Versuch 12 und 13, pag. 62).

Ein Vergleich zeigt, daß die Kurve der negativen und geotropischen Krümmungen große Ähnlichkeit miteinander haben.

---

[1]) Über die Entstehung der geotropischen Krümmungen vergl. Sachs l. c. pag. 193 und Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen, Jahrbüch. f. wissenschaftliche Botanik, 1898. 32. Bd.

Abweichend von den geotropischen ist bei den negativen Krümmungen die Zeit des Eintritts, die Geschwindigkeit, mit der die Krümmung zunimmt, und der schließlich erreichte Höchstbetrag der Ablenkung.

Während bei geotropischen Krümmungen nach Czapek[1]) und eigenen Beobachtungen bei Wurzeln von *Lupinus albus* bereits nach $1^1/_2$—2 Stunden (oft noch früher, je nach den äußeren Umständen) eine deutliche Abweichung von der ursprünglichen Wachstumsrichtung zu konstatieren ist, läßt sich eine derartige Abweichung bei Wurzeln, die man dem elektrischen Strom aussetzt, fast immer erst nach drei Stunden und mehr (selten weniger) feststellen. Der Grund läßt sich zunächst darin vermuten, daß der elektrische Reiz längere Zeit einwirken muß als die Schwerkraft, bevor er perzipiert wird. Das ist, namentlich bei den schwächeren Strömen, sehr wohl möglich. Ein anderer Grund ist meines Erachtens darin zu suchen, daß, wie im vorigen gezeigt ist, während des Stromdurchganges die dem positiven Pol zugewendete Seite der Wurzel geschädigt wird. Diese Schädigung findet, wie sich nachweisen läßt, auch schon bei geringen Stromdichten, wenn auch in geringerem Maße, statt und bewirkt einerseits eine Verzögerung des Eintritts der Krümmung und andrerseits eine Verlangsamung des Wachstums der positiven Wurzelseite, d. h. der Seite, auf deren Längenwachstum in der Hauptsache die negativen Krümmungen zurückzuführen sind.

Schließt man diesen störenden Einfluß des elektrischen Stromes auf die wachstumsfähige Region aus, was sich, wie im folgenden gezeigt werden wird, dadurch erreichen läßt, daß man nur die Wurzelspitze der Einwirkung des Stromes aussetzt, so ergibt sich übereinstimmend, daß sowohl die Geschwindigkeit, mit der die geotropischen und die negativ galvanotropischen Krümmungen zunehmen, wie ihre Eintrittszeit bei Anwendung geeigneter Stromdichten bei beiden genau die gleiche ist.

Daß die negativen Krümmungen nicht mit derselben Intensität erfolgen wie die geotropischen, ist außer auf die Schädigung der positiven Wurzelseite einesteils darauf zurückzuführen, daß namentlich bei den schwächeren Strömen die Reizung keine ausreichende ist, andrerseits aber darauf, daß in den Versuchen die Schwerkraft nicht ausgeschaltet war. (Vgl. pag. 16.)

Bei Beseitigung des schädigenden Einflusses des Stromes auf die wachstumsfähige Region sowie bei Ausschaltung der Schwerkraft und genügend starker Reizung zeigt der graphisch dargestellte Verlauf einer negativ galvanotropischen Krümmung dasselbe Bild wie das einer geotropischen, so daß auch aus diesem Vergleich folgt, daß der negative Galvanotropismus eine dem Geotropismus analoge paratonische Wachstumsbewegung ist.

Damit steht auch die Funktion der Wurzelspitze im Einklang. Ebenso wie beim Geotropismus kommt auch hier der Wurzelspitze die Rolle des reizperzipierenden Organs zu. Brunchorst hatte das, teilweise in Bestätigung der Beobachtungen von Müller-Hettlingen, einmal daraus geschlossen, daß dekapitierte Wurzeln sich nicht nach dem negativen Pol krümmen, während außerdem Wurzeln, die während des Stromdurchganges ständig so gehalten wurden, daß nur die Wurzelspitze bis 2 mm dem Strom ausgesetzt wurde, negative Krümmungen aufweisen.

Die Versuche, die ich mit dekapitierten Wurzeln anstellte, bestätigten im allgemeinen die Angabe Brunchorsts. Bei einer Dekapitation von 1,5 mm und mehr konnte ich bei *Lupinus albus* nur ganz ausnahmsweise negative Krümmungen feststellen.

---

[1]) Czapek, l. c. pag. 187.

Bei den Versuchen, in denen die Perzeption der Reizes auf die Wurzelspitze durch geeignetes Eintauchen in den Elektrolyten lokalisiert werden sollte, ist nicht immer die Sicherheit gegeben, daß wirklich nur die Wurzelspitze vom Strom durchflossen wird. Es ist zu berücksichtigen, daß infolge der Kapillarkräfte der oberhalb des Wasserspiegels befindliche Teil der Wurzel gewöhnlich unmittelbar mit dem Wasser der Versuchsgefäße in Berührung steht. Dieser Faktor läßt sich beseitigen, wenn man die Wurzelspitze anstatt in Wasser in Gelatine einragen läßt. Bei dieser Versuchsanordnung ist einmal darauf zu achten, daß ebenso wie vordem die Versuche im dampfgesättigten Raume angestellt werden, und daß außerdem die Gelatine nach der Stelle zu, an der die Wurzeln einragen, zusammengepreßt wird, damit die Sicherheit für genügenden Kontakt gegeben ist. Das Zusammenpressen geschieht am besten dadurch, daß man den Gelatineblock an den Endflächen vom Boden des Glasgefäßes lockert und hier Glaskeile unterschiebt, so daß der Gelatineblock nach der Mitte zu durchhängt, wodurch im oberen Teile Druckspannungen entstehen (Fig. 8). Die Wurzeln selbst müssen in halbstündigen Pausen in die Höhe gezogen werden, so daß sie nie mehr als 2 mm einragen.

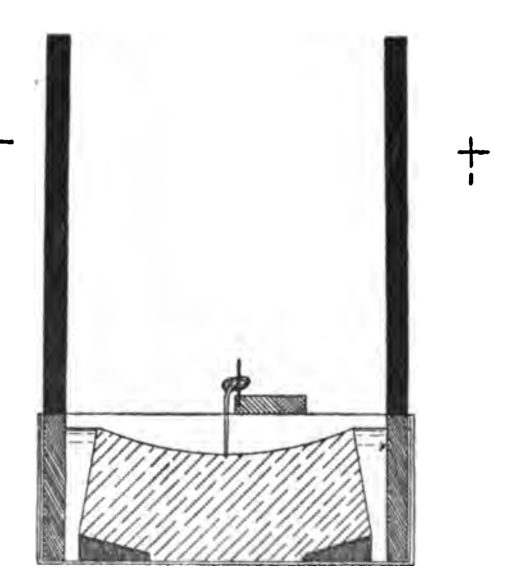


Fig. 8.

Bei den auf diese Weise angestellten Versuchen ergaben sich bei geeigneten Stromdichten sehr gute negative Krümmungen.

Diese Versuche lieferten übrigens auch eine Bestätigung der im IV. Abschnitt aus anderen Versuchen gefolgerten Tatsache, daß sich mit Strömen jeder Dichte negative Krümmungen erzielen lassen. Setzt man nur die Wurzelspitze dem Strom aus, so ist das Auftreten positiver Krümmungen ausgeschlossen, und daher die bei starken Strömen zur Erzielung negativer Krümmungen sonst erforderliche Einschränkung der Einwirkungszeit (vgl. pag. 29) nicht nötig. Ein Strom von 0,5 MA. pro Quadratzentimeter, der bei dauernder Einwirkung auf die ganze Wurzel positiv krümmend und tötend einwirkt, ruft, die Wurzelspitze allein beeinflussend, sehr intensive negative Krümmungen hervor, die öfter so stark werden, daß die Wurzel hakenförmig oder spiralig weiterwächst. Die Intensität der negativen Krümmungen nimmt also mit steigender Stromdichte und Einwirkungszeit zu, wenn man einem störenden Auftreten der positiven Krümmungen vorbeugt. Damit ist auch eine Erklärung der Beobachtung von Müller-Hettlingen gegeben, der durchgängig mit starken Strömen arbeitete, aber bei der Elfvingschen Versuchsanordnung (ganze Wurzel dem Strom ausgesetzt) nur positive, bei der eigenen (nur die Wurzelspitze dem Strom ausgesetzt) nur negative Krümmungen erzielte.

Der Nachweis, daß die Wurzelspitze das reizperzipierende Organ ist, ist nur dann ein vollkommener[1]), wenn es gelingt, zu zeigen, daß bei Einwirkung des Stromes auf die

[1]) Vergl. Rothert l. c., pag. 215: „In Wirklichkeit bleibt (trotz der oben angeführten Versuche) die Frage durchaus offen, ob nicht auch die ganze übrige krümmungsfähige Region der Wurzel ebenfalls empfindlich ist, sei es in gleichem, sei es in geringerem Grade als die Spitze. Eine Versuchsanstellung,

Wurzel mit Ausnahme der Wurzelspitze negative Krümmungen nicht resultieren. Es gelang mir, eine Versuchsanordnung herzustellen derart, daß die ganze Wurzel mit Ausnahme der Wurzelspitze mit dem stromdurchflossenen Leiter in Berührung stand, während die Wurzelspitze sich in der Luft isoliert befand.

Die Versuchsanordnung ist schematisch, ohne technische Details, in Figur 9 abgebildet. Ein aus 7—9 %iger Gelatine zubereiteter Block wurde derart auf zwei nach innen erhöhte Glasplatten aufgelegt, daß in der Mitte, und zwar diesmal im unteren Teil, Druckspannungen entstehen. Die Gelatine wurde 7—9 %ig gewählt, weil bei einer geringeren Konzentration die Festigkeit des Gelatineblocks zu wünschen übrig läßt, und außerdem den anfänglich auftretenden positiven Krümmungen nach Möglichkeit vorgebeugt werden sollte. In die Mitte des Blockes wurden mit Hilfe einer langen Nadel von oben nach unten Löcher gebohrt, in welche die Versuchspflanzen derart hineingesteckt wurden, daß die Wurzelspitze 2 mm hervorragte. Für geeignete und dauernde Nachregulierung des herausragenden Teiles der Wurzel wurde Sorge getragen.

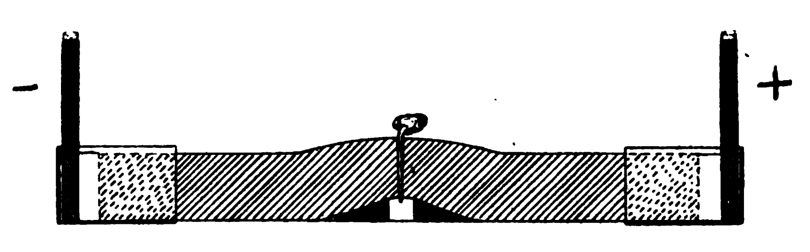


Fig. 9.

Auf diese Weise wurden insgesamt achtzehn Wurzeln von *Lupinus albus* untersucht. Die Stromdichten und Einwirkungszeiten waren so gewählt, daß bei gleichzeitig angestellten Parallelversuchen, in denen in demselben Medium die ganze Wurzel dem gleichen Strom ausgesetzt war, sich bis auf eine Ausnahme (zu Versuch 12) sehr intensive negative Krümmungen ergaben.

Nr.	Stromdichte M.-A. pro qcm	Einwirkungszeit	Richtung der Wurzel nach 12 Std.
1	0,1	6¼ Std.	gerade
2	0,1	6¼ „	seitwärts
3	0,1	4 „	gerade
4	0,2	8 „	ungefähr gerade
5	0,2	8 „	+ 40°
6	0,21	6 „	+ 30°
7	0,21	6 „	— 30°
8	0,3	8 „	+ 70°
9	0,3	8 „	+ 45°
10	0,3	4 „	etwas seitwärts, sonst gerade
11	0,3	4 „	+ 40°, etwas seitwärts
12	0,4	5 „	+ 80°
13	0,4	5 „	+ 20° schräg
14	0,4	2 „	ziemlich gerade
15	0,5	3½ „	+ 30°, — 50°
16	0,5	3½ „	+ 20°
17	0,5	2 „	+ 60°
18	0,5	2 „	schräg seitwärts nach +

welche gestatten würde, über die Verteilung der galvanotropischen Empfindlichkeit Aufschluß zu erlangen, dürfte sich leider nicht leicht finden lassen."

Diese Versuche, im Vergleich mit den Parallelversuchen, sind als ein entscheidender Beweis für die Funktion der Wurzelspitze bei den negativ galvanotropischen Krümmungen anzusehen. Negative Krümmungen treten nur auf, wenn die Wurzelspitze der Einwirkung des Stromes ausgesetzt ist.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die negativ galvanotropische Krümmung eine dem Geotropismus analoge Reizerscheinung ist, wobei in ganz unzweifelhafter Weise die Wurzelspitze das allein reizperzipierende Organ ist.

Die S-förmigen Krümmungen. Die S-förmigen Krümmungen haben ihren Namen von Brunchorst nach ihrer eigenartigen S-ähnlichen Gestalt. Sie setzen sich aus einer oberen positiven und einer unteren negativen Krümmung zusammen.

Im Anfang der Abhandlung habe ich die Notwendigkeit hervorgehoben, daß bei Schätzung des negativen Teiles der Krümmung dieser nicht auf die Vertikale, sondern auf den vorhergehenden Teil der positiven Krümmung bezogen werden muß. Das ergibt sich aus den folgenden Versuchen. Es kamen je fünf Keimlinge von *Lupinus albus* zur Verwendung, die möglichst dieselbe Länge besaßen. Die eine Hälfte wurde so in das stromdurchflossene Wasser gebracht, daß sie zirka 30 mm, die anderen so, daß sie 2—3 mm einragten. Die Stromdichte betrug in beiden Fällen 0,16 Milliampere pro Quadratzentimeter. Die Ablenkungswinkel wurden genau dadurch festgestellt, daß nach Beendigung des Versuches, d. h. nach 12stündiger Einwirkung des Stromes, die Keimlinge auf lichtempfindliches Bromsilberpapier gelegt wurden, das dann mittels parallelen Lichtes von oben beleuchtet wurde. Aus den so erhaltenen getreuen Abbildungen der Krümmungen ließen sich mit Genauigkeit die Krümmungswinkel feststellen.

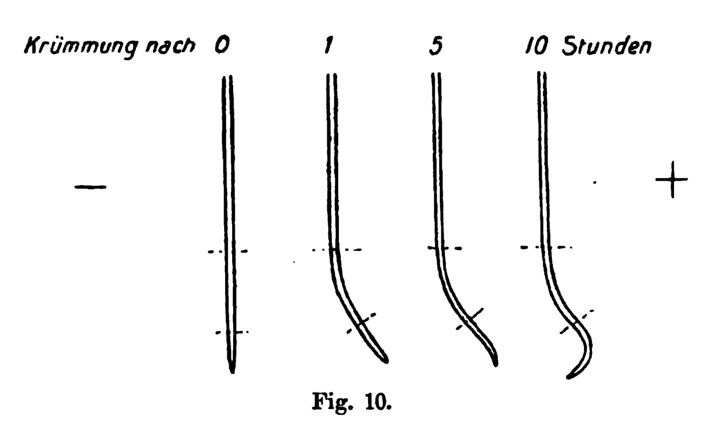


Fig. 10.

Die Wurzeln ragen ein	Durchschnittliche positive Krümmung (nach 12 Std.)	Durchschnittliche negative Krümmung (nach 12 Std.)	
		bezogen auf die Vertikale	bezogen auf die obere positive Krümmung
30 mm	+ 34°	— 35°	— 69°
2—3 mm	—	— 73°	—

Dieser verschiedentlich wiederholte Versuch führte immer zu demselben Ergebnis: Der in dem einen Fall auf die vorhergehende positive Krümmung bezogene Ablenkungswinkel der negativen Krümmung entspricht, wenn man dem Auftreten positiver Krümmungen vorbeugt, dem Betrag der sich hier rein ergebenden negativen Krümmungen. Daraus ergeben sich die obigen praktischen Folgerungen.

Daß dies auch theoretisch begründet ist, dafür sprechen die folgenden Erwägungen, aus denen hervorgeht, daß die negative Krümmung sich ganz unabhängig von der oberen positiven vollzieht.

Nach der bisherigen von Brunchorst ausgehenden Ansicht über das Wesen der positiven Krümmungen ist das Auftreten S-förmiger Krümmungen nicht verständlich. Wenn, wie Brunchorst annimmt, die positiven Krümmungen auf einer einseitigen Schädigung der wachstumsfähigen Region beruhen, und wenn ferner entsprechend dem Wesen der negativen Krümmungen diese durch ungleichmäßiges Wachstum derselben Region entstehen, so ist bei den relativ kleinen Zeitunterschieden, die zwischen dem Auftreten der positiven und dem negativer Krümmungen bestehen, die Entstehung einer derartigen S-förmigen Krümmung unverständlich. Dazu kommt noch die Unwahrscheinlichkeit, daß ein Pflanzenteil, der vorher so geschädigt war, daß jedes Wachstum sistiert wurde, plötzlich wieder ein derartig intensives Wachstum aufweisen sollte, wie es zur Erzielung der starken negativen Krümmungen unbedingt notwendig ist.

Diese Schwierigkeiten fallen fort, wenn man berücksichtigt, daß, wie oben gezeigt, die positiven Krümmungen in zwei Teile zerfallen. Bei den S-förmigen Krümmungen findet dann entsprechend der obere positive Teil der Krümmung in einem Wurzelteil statt, der von der wachstumsfähigen Zone, d. h. in diesem Fall von der Zone der negativen Krümmungen, unabhängig ist. Wie die oben in Figur 10 dargestellte Entstehung einer S-förmigen Krümmung im Vergleich zu den früher dargestellten positiven Krümmungen zeigt, ist die Grenze, die sich zwischen den beiden Teilen beider Krümmungen ziehen läßt, bei beiden dieselbe. Mit anderen Worten: Die S-förmigen Krümmungen treten gerade dann auf, wenn infolge der Einwirkung des Stromes zwar in der O-Zone bereits eine positive Krümmung stattfindet, in der unteren dagegen die Schädigung noch nicht so stark ist, daß das Wachstum auf der positiven Wurzelseite gehemmt wird. Ist das letztere der Fall, so resultieren keine S-förmigen, sondern volle positive Krümmungen.

Der Einfluß verschiedener Stromdichten macht sich für die Krümmungen in den beiden Zonen in folgender Weise bemerkbar (Wurzeln von *Lupinus albus*, in Leitungswasser bei dauernder Einwirkung des Stromes, nach Tabelle II):

Stromdichte MA. pro qcm	Tätige Wurzelzone	Krümmung der O-Zone	Krümmung der U-Zone	Resultierende Krümmung
0—0,003	—	—	—	ohne Einfluß
0,003—0,02	U	—	negativ	negativ
0,05	(O +) U	positiv, wieder verschwindend	negativ	negativ
0,1 und 0,15	O + U	positiv	negativ	S-förmig
0,2 und 0,5	O + U	positiv	positiv	stark positiv
1 und 2	O	positiv	—	schwach positiv
5 und mehr	—	—	—	gerade

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß **die S-förmigen Krümmungen den mit steigender Stromdichte sich vollziehenden Übergang der negativen in positive Krümmungen vermitteln. Sie setzen sich aus einem oberen, auf einseitiger Turgorschwankung beruhenden positiven Teil und einer unteren, als paratonische Wachstumsbewegung anzusehenden negativen Krümmung zusammen.**

VII. Zur Theorie des Galvanotropismus.

Soweit wir wissen, sind die Wurzeln unter natürlichen Verhältnissen dem Einfluß äußerer elektrischer Ströme nicht unterworfen, so daß man nicht glauben kann, daß die Pflanzen durch Anpassung das Vermögen gewonnen hätten, derartige Reize zu perzipieren. Es liegt daher nahe, den Versuch zu machen, die durch den elektrischen Strom hervorgerufenen Bewegungs- und Wachstumserscheinungen auf diejenigen Reize zurückzuführen, die im normalen Leben der Pflanze eine Rolle spielen.

Die Theorie Brunchorsts. Der Gedanke einer Beeinflussung der Wurzel auf chemischem Wege ist ein sehr naheliegender, weil die wahrnehmbare Wirkung des Stromes in dem Wasser der Versuchsgefäße außer in der Temperaturerhöhung in der chemischen Zersetzung desselben besteht.

So glaubt Brunchorst, daß es die von der positiven Elektrode abgeschiedenen Zersetzungsprodukte, insbesondere Wasserstoffsuperoxyd sind, welche die galvanotropischen Krümmungen verursachen; die positiven Krümmungen sollen dadurch hervorgerufen werden, daß durch die Zersetzungsprodukte auf der positiven Wurzelseite das Wachstum gehemmt wird, und so die Wurzel sich diesem Pol zukrümmt; die negativen beruhen vielleicht[1]) darauf, „daß dieselben Stoffe, wenn sie nur in geringen Mengen produziert und von der positiven Wurzelseite absorbiert werden, das Wachstum derselben fördern und dadurch die entgegengesetzte Krümmung bewirken".

Zu der Annahme eines derartigen Einflusses der Zersetzungsprodukte gelangt Brunchorst durch zwei Versuche, in denen er einmal feststellt, daß mit Annäherung der Wurzel an die positive Elektrode die schädliche Wirkung des elektrischen Stromes zunimmt, und ferner, daß bei Teilung des Versuchsgefäßes durch eine Tonwand in zwei Hälften die in der positiven Hälfte befindlichen Keimlinge bedeutend stärker geschädigt werden.

Die Möglichkeit einer Beeinflussung der Wurzel durch Konzentrationsgefälle eines giftig wirkenden Stoffes ist nicht von der Hand zu weisen; in jüngster Zeit hat Sammet[2]) den Versuch gemacht, Wurzeln auf ihre chemotropische Reizfähigkeit dadurch zu untersuchen, daß er in einem großen Wassergefäß durch geeignete Vorrichtungen ein Konzentrationsgefälle herstellte. Bedingung für die Möglichkeit eines solchen ist die absolute Ruhe des Wassers. Dieser Bedingung ist Brunchorst nun in keiner Weise gerecht geworden. Vielmehr bewirkt die an den Elektroden, insbesondere an der Kathode stattfindende Gasentwicklung eine ständige Bewegung des Wassers, die sogar dazu führen kann, daß die Zersetzungsprodukte der Anode von der entgegengesetzten Seite an die Wurzeln herangetrieben werden.

Die Unterschiede, wie sie Brunchorst in den positiven Krümmungen bei verschiedener Entfernung von den Elektroden festgestellt hat, können, wie ich mich überzeugte, in Wirklichkeit vorhanden sein, wenn ich sie auch nie so stark beobachtet habe. Der Grund für diese Erscheinung dürfte darin zu erblicken sein, daß die an der negativen Elektrode befindlichen Keimlinge sich bald mit einer Hülle feiner Wasserstoffbläschen bedecken. Jedoch läßt sich

[1]) Brunchorst spricht das sehr vorsichtig aus, indem er zuerst sagt, daß „diese Hypothese eine gewisse Wahrscheinlichkeit dadurch gewinnt, daß in der Tat das Wasserstoffsuperoxyd, welches in großen Mengen die Wurzeln schädigt und das Wachstum herabsetzt, in ganz geringen Mengen die entgegengesetzte Wirkung hervorbringt". Unmittelbar darauf dagegen erklärt er die Hypothese als unwahrscheinlich, weil sich mit ihr nicht ohne weiteres das Verhalten der Wurzelspitze in Übereinstimmung bringen läßt.

[2]) Sammet, Untersuchungen über den Chemotropismus, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1905, 41 Bd.

daraus nicht der Schluß ziehen, daß den Zersetzungsprodukten der Anode die Schädigung zuzuschreiben ist; denn ebenso wie diesen wird auch dem elektrischen Strom selbst durch die isolierende Wasserstoffschicht der Zutritt erschwert.

Bei der Nachprüfung der Versuche Brunchorsts mit der durch eine Tonwand geteilten Wanne kam ich ebenfalls zu dem Ergebnis, daß in der positiven Hälfte die Keimlinge stärker gekrümmt und geschädigt sein können als in der negativen. Jedoch ist auch hier der Grund nur sekundär in den Zersetzungsprodukten der Anode zu suchen. Zunächst gilt das über die Entwicklung der isolierenden Wasserstoffschicht im vorigen Gesagte auch hier für die in der negativen Hälfte befindlichen Keimlinge. Sodann ist zu berücksichtigen, daß infolge des Stromdurchganges Wasser aus der positiven Hälfte durch die Tonwand in die negative hinübergeführt wird, derart, daß das Wasservolumen in der letzteren und damit der Stromquerschnitt sich oft verdoppelt und vervielfacht. Damit findet die Beobachtung Brunchorsts vollständig ihre Erklärung in Verschiedenheiten der Stromdichte in den beiden Hälften des Versuchsgefäßes.

Dafür, daß der Einfluß der Zersetzungsprodukte kein primärer ist, sprechen auch einige Versuche, bei denen ich dieselben so weit als möglich von den Versuchspflanzen fernhielt. Es kamen drei der gewöhnlich benutzten Glasgefäße zur Verwendung, die, wie in Figur 11 dargestellt, durch je zwei nebeneinander befindliche, U-förmig gebogene und mit 8–10 %-iger Gelatine gefüllte Rohre von 3 cm Durchmesser in Verbindung standen. Die Elektroden befanden sich außerdem (was in der Abbildung nicht dargestellt ist) in doppelten Tonzellen. Der Strom hatte in dem mittelsten Gefäß, in dem sich die Versuchskeimlinge befanden, eine Dichte von 5,4 MA. pro Quadratzentimeter und wirkte 10 Sekunden ein. Die Krümmungen der dann in einem Gefäß mit gewöhnlichem Leitungswasser weiterkultivierten Keimlinge betrugen nach 20 Stunden durchschnittlich + 260°. Daß bei dieser kurzen Einwirkungszeit die Zersetzungsprodukte durch die doppelte Tonzelle und die Gelatinerohre nach den Wurzeln zu durchdiffundieren sollten, erscheint ausgeschlossen.

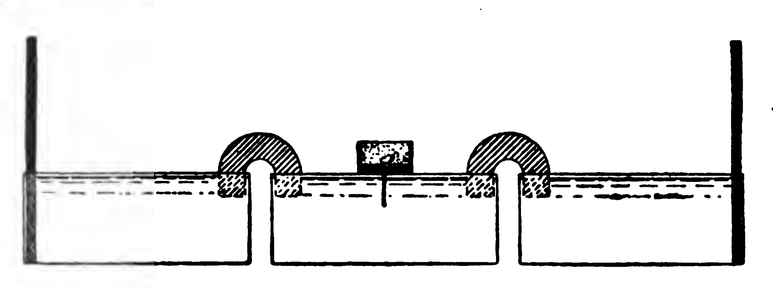


Fig. 11.

Mittels dieser Versuchsanordnung prüfte ich übrigens die in den Tabellen I—III gegebenen Versuchsergebnisse von Zeit zu Zeit nach, wobei die Gefäße und U-Rohre des öfteren gewechselt wurden, und fand, daß sowohl was Wachstum, wie auch was Krümmungen anbetrifft, ein Unterschied sich nicht zeigte, d. h. daß der von mir in den früheren Versuchen durchgeführte Wechsel des Wassers der Versuchsgefäße (vgl. pag. 13) ausreichte, um einem sekundären Einfluß der Zersetzungsprodukte vorzubeugen.

Die in Abschnitt IV erwähnten Versuche, in denen die Keimlinge in Gelatine wachsend dem Strom ausgesetzt wurden, sprechen ebenfalls gegen die Theorie Brunchorsts. Auch hier erscheint eine Beeinflussung durch die an der positiven Elektrode sich bildenden Zersetzungsprodukte ausgeschlossen.

Des ferneren sind die auf pag. 7 erwähnten Versuche, in denen absichtlich durch einseitige Verengerung des Querschnitts Unregelmäßigkeiten in der Stromdichte herbeigeführt waren, mit der Theorie Brunchorsts unvereinbar. Die Zersetzungsprodukte sowie

der Abstand von den Elektroden waren hier für die einzelnen Keimlinge dieselben und trotzdem die Wirkungen verschieden.

Ein weiterer sehr wichtiger Gegengrund ist in dem Verhalten der Wurzeln in Medien von verschiedenem spezifischen Leitungsvermögen zu erblicken. Wie oben gezeigt, ist der Einfluß des elektrischen Stromes um so stärker, je schlechter das spezifische Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ist. Trotz gleicher Stromdichte, also gleich starker Zersetzungen an den Elektroden sind die Wirkungen ganz verschieden, woraus folgt, daß die Krümmungen nicht auf die Zersetzungsprodukte, die sich an den Elektroden bilden, zurückzuführen sind.

Aus den vorstehenden Erwägungen ergibt sich in unzweifelhafter Weise, daß die von Brunchorst herrührende und bisher am meisten anerkannte Erklärung der galvanotropischen Krümmungen nicht haltbar ist.

Die Theorie Rischawis. Auf einem anderen Wege hatte der russische Forscher Rischawi eine Erklärung des Galvanotropismus versucht. Indem er von einer Beobachtung Du-Bois-Reymonds ausgeht, nach der ein zwischen zwei Elektroden befindlicher stromdurchflossener Zylinder von hartgesottenem Eiweiß an der negativen Seite eine Anschwellung und an der positiven eine Zusammenschnürung zeigt, was auf Wasserbewegungen infolge der Stromwirkung zurückzuführen sein soll, betrachtet er die Wurzel als einen sich ähnlich verhaltenden Körper und gibt folgende Erklärung der positiven Krümmungen: „Unter den Einflüssen des galvanischen Stromes bewegt sich das in der Wurzel befindliche Wasser in der Richtung des Stromes; infolgedessen vergrößert sich der Turgor auf der der Kathode zugewendeten Seite, wodurch sich dieselbe verlängert und stärker wächst."

Eine ähnliche, aber viel umständlichere Erklärung gibt Rischawi für die Entstehung der negativen Krümmungen, die nach ihm nur ganz ausnahmsweise und zufällig auftreten.

Ich kann es mir versagen, eine nähere Widerlegung der Theorie Richawis hier zu geben. Der im obigen geführte Nachweis, daß die positiven Krümmungen keine Wachstumskrümmungen sind, sondern auf einseitiger Schädigung der positiven Wurzelseite beruhen, die Abhängigkeit der positiven und negativen Krümmungen von der Stromdichte sowie die Natur der letzteren als paratonische Wachstumsbewegungen sind Gründe, mit deren Annahme die Theorie Richawis in sich zusammenfällt. —

Neuerdings ist von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, die Erregungserscheinungen, die sich bei Reizung durch den konstanten galvanischen Strom im Protoplasma von Amöben und anderen Organismen zeigen (Kontraktion an der Anodenseite, Expansion an der Kathodenseite), auf Wasserverschiebungen, die durch den Strom hervorgerufen werden, zurückzuführen. Carlgreen[1]) hat gezeigt, daß diese Erscheinungen auch bei abgetöteten Zellen (z. B. Kolonieen von Volvox) sich nachweisen lassen und daraus den obigen Schluß gezogen.

Zunächst ist zu bemerken, daß das Protoplasma als kolloidaler Körper allerdings die Eigenschaft der Kataphorese, wie sie von Quincke, Wiedemann und Helmholtz beschrieben und erklärt ist, aufweisen kann. Wenn man annimmt, daß das Protoplasma ein schlechter Leiter ist, so daß Jonen in ihm kaum vorhanden sind, so kann eine Elektrizitätsleitung durch Kataphorese übermittelt werden. Bedingung der Kataphorese ist also, daß das Protoplasma sich einigermaßen wie ein Dielectricum verhält; sind dagegen bis zu einem gewissen Grade Jonen in ihm vorhanden, die den Elektrizitätstransport vermitteln können, so findet die Stromleitung nur noch durch die leichter beweglichen Jonen statt[2]).

---

[1]) O. Calgreen, „Über die Einwirkung des konstanten galvanischen Stromes auf niedere Organismen" Archiv für Anatomie und Physiologie, physiol. Abt. 1900.

[2]) Vgl. Höber, Physikalische Chemie der Zelle pag. 151.

Es ist zweifelhaft, inwieweit die Wasserverschiebungen im Protoplasten eine Rolle spielen, da doch sicher, namentlich zu Beginn des Stromdurchganges, Ionen zur Verfügung stehen. Es ist möglich, daß zuerst Ionenwanderung stattfindet, während weiterhin nach dem Verbrauch der zur Verfügung stehenden Ionen die Stromleitung sich durch Kataphorese vollzieht.

Es ist meines Erachtens unzulässig, in der Wurzel die Wirkung des konstanten Stromes einfach auf Wasserverschiebung im Protoplasma zurückzuführen. Wie des späteren gezeigt werden wird, sprechen einige Tatsachen ganz unzweifelhaft dafür, daß die Stromleitung in den pflanzlichen Geweben sich durch Ionenwanderung vollzieht. Mit diesem Nachweis sind die Bedingungen für eine kataphorische Stromwirkung hinfällig, wenngleich sich nicht abstreiten läßt, daß vielleicht infolge irgendwelcher Ionenverschiebungen auch Kataphorese eintreten kann. Auf jeden Fall läßt sich sagen, daß bei den galvanotropischen Krümmungen der Wurzeln die primären Wirkungen des Stromes nicht in einer Wasserverschiebung zu suchen sind.

Erklärung des Galvanotropismus als Traumatropismus. Auf Grund eingehender Untersuchungen und Vergleiche kam ich zu dem Ergebnis, daß der Galvanotropismus auf Traumatropismus zurückzuführen ist.

Unter Traumatropismus versteht man nach den Untersuchungen von Darwin[1]), Wiesner[2]), vor allem Spalding[3]), Pollock[4]) eine tropistische Krümmungsbewegung, die ausgelöst wird, wenn der Vegetationspunkt einer Wurzel durch irgendwelche Ursachen (Anschneiden, Brennen, Ätzen usw.) einseitig verletzt wird. „Es beginnt dann nach einigen Stunden in der Streckungszone der Wurzel eine Krümmungsbewegung, die von dem verletzenden Angriff und der verletzenden Stelle abgewandt, also als negativ traumatropisch zu bezeichnen ist. Diese Krümmung, die ungefähr gleich schnell wie die geotropische Reizbewegung eintritt, wird schon bei sehr geringer Verletzung bemerklich. Da es sich um eine tropistische Reizung handelt, deren Perzeption auf die Wurzelspitze beschränkt ist, so unterbleibt die Reaktion, wenn die Wurzelspitze allseitig getötet wird . . . Natürlich handelt es sich aber nicht um eine tropistische Reizkrümmung, wenn durch einseitiges Abtöten von Geweben in der Streckungszone der Wurzel oder anderer Organe eine einseitige Wachstumshemmung geschaffen und hierdurch in Verbindung mit dem Fortwachsen der antagonistischen Gewebe eine Krümmung bewirkt wird. Auch können wir von einem typischen Traumatropismus dann nicht reden, wenn durch die einseitige Einwirkung von Agentien, die mit der Zeit töten, zunächst eine einseitige Verzögerung des Wachsens und auf diese Weise eine Krümmung verursacht wird“ [5]).

Zwei Tatsachen sind es vor allem, die darauf hinweisen, daß der Galvanotropismus nichts ist als eine besondere Form des Traumatropismus:

die unzweifelhafte Schädigung der positiven Wurzelseite und
die unzweifelhafte Perzeption des Reizes durch die Wurzelspitze.

Daß die positive Wurzelseite sowohl oberhalb wie in der wachstumsfähigen Region geschädigt wird, ist oben gezeigt worden; daß die Schädigung sich auch auf die Wurzelspitze erstreckt, zeigten einige Versuche, in denen die Wurzelspitze einem starken Strom ausgesetzt, und dann die ganze Wurzel in eine schwache Methylenblaulösung gebracht wurde. Es zeigte

---

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881.

2) Wiesner, Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln, Berichte der Wiener Akademie 1884, 89. Bd., 1. Abt. pag. 223.

3) Spalding, Annals of Botany 1894, Bd. 8 pag. 423.

4) Pollock, Botanic. Gazette 1900, Bd. 29 pag. 1.

5) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, pag. 590.

sich, daß auch in der positiven Seite der Wurzelspitze das Methylenblau tiefer eingedrungen und hier stärker gespeichert war als auf der entgegengesetzten.

Wie aus den Tabellen I—XI (pag. 56—74) ersichtlich, findet mit Steigerung der Stromdichte oder bei einer bestimmten Stromdichte mit Steigerung der Einwirkungszeit ein Übergang der negativen in positive Krümmungen statt. Entsprechend der früher gegebenen Übersicht über den Anteil der einzelnen Wurzelzonen (pag. 42) lassen sich bei den galvanotropischen Krümmungen folgende Fälle unterscheiden und, wie folgt, erklären:

I. sehr schwache Ströme bezw. starke Ströme von sehr geringer Einwirkungszeit verursachen keine Schädigung der Wurzel, daher keine Krümmung.

II. Ströme von bestimmter Dichte und Einwirkungszeit an verursachen eine Schädigung des empfindlichsten Wurzelteils, nämlich der Wurzelspitze, daher negativ-galvanotropische Krümmungen.

III. bei etwas größerer Stromdichte oder Einwirkungszeit macht sich in einer vorübergehenden Turgorschwankung bereits eine eingetretene Schädigung des oberhalb der wachstumsfähigen Zone gelegenen Teiles bemerkbar, während die größere Schädigung der Wurzelspitze sich in größerer Intensität der resultierenden negativen Krümmungen verrät. Daher negativ-galvanotropische mit vorhergehenden positiven Krümmungen.

IV. die Schädigung in dem oberhalb der wachstumsfähigen Zone gelegenen Wurzelteil wird so bedeutend, daß die Krümmung nachträglich nicht verschwindet, während aus dem Verlauf der negativen Krümmungen sich bereits deutlich auch eine Schädigung der wachstumsfähigen Zone feststellen läßt (vgl. pag. 38), die jedoch noch nicht so groß ist, daß das Wachstum einseitig gehemmt wird; daher negativ-positive (S-förmige) Krümmungen.

V. die einseitige Schädigung durch den Strom wird so stark, daß nicht nur im oberen Teil Krümmungen durch Turgorschwankungen auftreten, sondern sogar im unteren wachstumsfähigen das Wachstum einseitig verlangsamt oder gehemmt wird; volle positive Krümmungen.

VI. bei noch weitergehender Steigerung der Stromdichte oder Einwirkungszeit kommt nur noch der erste auf Turgorschwankungen beruhende Teil der positiven Krümmung zustande, weil nach kurzer Zeit der Tod der Pflanze eintritt; halbe positive Krümmungen.

VII. ganz starke Ströme töten die Wurzel bereits nach einigen Minuten ab, so daß eine Krümmung überhaupt nicht zustande kommt; also keine Krümmung.

Diese verschiedenen Stadien, wie ich sie eben bei dem Galvanotropismus angeführt habe, können nun auch, wie aus der Literatur des Traumatropismus ersichtlich ist, und wie eigene Versuche mir zeigten, bei diesem vorkommen. Abgesehen von den typischen negativ traumatropischen Krümmungen und den entsprechenden Schädigungskrümmungen erwähnt z. B. Wiesner[1]) negativ traumatropische Krümmungen mit vorhergehenden positiven Krümmungen, wobei er die letzteren als Darwinsche Nebenkrümmung bezeichnet und ebenfalls auf vorübergehende Turgorschwankungen zurückführt. Des ferneren hat Spalding[2]) negativ traumatropische — positive Krümmungen beobachtet und auch abgebildet. — Einige kleine Abweichungen finden reichlich ihre Erklärung in der eigenartigen durch den elektrischen Strom bewirkten Schädigung, die man auf eine andere Weise sichtlich nicht erzielen kann.

---

[1]) Wiesner, l. c. pag. 270.

[2]) Spalding, l. c.

Bei starker einseitiger Verletzung der Wurzelspitze kann die traumatropische Krümmung so weit fortschreiten, daß die Wurzel eine Schlinge bildet. Bei der gewöhnlichen Versuchsanordnung (ganze Wurzel im stromdurchflossenen Medium) gelingt es nicht, eine derartige Schädigung der Wurzelspitze durch den elektrischen Strom herbeizuführen, daß die galvanotropische Krümmung zu einer hakenförmigen wird, weil gleichzeitig die wachstumsfähige Region zu sehr geschädigt wird. Setzt man dagegen, wie oben beschrieben, nur die Wurzelspitze dem Strom aus, so kann man bei der jetzt möglichen Anwendung stärkerer Ströme ebenfalls erreichen, daß bei Schädigung der Wurzelspitze durch den galvanischen Strom die Wurzel hakenförmig wächst.

Wenn man in derselben Weise, wie Spalding[1]) es getan hat, die Wurzelhaube von der Wurzelspitze entfernt, so kann man auch jetzt durch einseitiges Verletzen der Wurzelspitze traumatropische Krümmungen auslösen. In entsprechender Weise zeigten mir einige Versuche, daß auch die Entstehung der negativ galvanotropischen Krümmungen nicht an die Existenz oder Beeinflussung der Wurzelhaube, sondern nur an eine Schädigung des Meristems des Wurzelkörpers gebunden ist.

Des ferneren überzeugte ich mich, daß bei den negativ galvanotropischen Krümmungen die Fortleitung des Reizes in derselben Weise stattfindet wie bei den traumatropischen[2]).

Die Übereinstimmung ist also eine so vollständige, daß man mit gutem Recht den Galvanotropismus als einen besonderen Fall des Traumatropismus ansehen kann, wodurch insbesondere auch der mit steigender Stromdichte stattfindende Übergang der negativen in positive (Schädigungs-) Krümmungen eine sehr natürliche Erklärung findet.

Es fragt sich weiter, in welcher Weise die durch den elektrischen Strom herbeigeführte Schädigung der positiven Wurzelseite stattfindet.

Daß zunächst der die Wurzel durchfließende Strom als Ursache der Schädigung anzusehen ist, dafür liefert die auffallende Abhängigkeit der galvanotropischen Krümmungen von dem spezifischen Leitungsvermögen des umgebenden Mediums einen einwandsfreien Beweis. Diese Abhängigkeit ist nur dadurch erklärlich, daß entsprechend den Gesetzen der Stromverzweigung ein größerer oder geringerer Bruchteil des Stromes die Wurzel durchfließt. Bei einem schlecht leitenden Elektrolyten, als welchen man das Leitungswasser ansehen kann, wird ein größerer Teil des Gesamtstromes durch die Wurzeln gehen, als es bei einer gut leitenden Salzlösung der Fall sein würde. So erklärt sich die Tatsache, daß in einem gut leitenden Medium ein starker Strom, der sonst sicher tödlich wirken würde, ohne jeden Einfluß auf die Wurzeln bleiben kann. Das sieht man sehr deutlich, wenn man die Wurzeln z. B. in Quecksilber einem starken Strom aussetzt. Selbst bei Stromdichten von 10 000 MA. pro Quadratzentimeter habe ich an den nachher in Knopscher Nährlösung weiterkultivierten Pflanzen keinen Einfluß auf die Richtung der Wurzeln konstatieren können. Entsprechend dem relativ unendlich guten Leitungsvermögen des Quecksilbers ist der auf die Wurzel entfallende Bruchteil des Stromes so gering, daß er ohne Wirkung bleibt[3]).

Die Frage, auf welche Weise der die Wurzel durchfließende Strom einwirkt, insbesondere, wie und warum gerade die positive Wurzelseite die geschädigte ist, ist z. Zt. nicht zu beantworten. Zunächst ist zu bemerken, daß die Wurzeln der Pflanzen nicht die

---

[1]) Spalding, l. c. pag. 432.

[2]) Vgl. Pollock, l. c. pag. 24.

[3]) Es erinnert das daran, daß man neuerdings den menschlichen Körper gegen die Einwirkung gefährlicher Ströme dadurch zu schützen sucht, daß man ihn mit einer möglichst gut leitenden Hülle (z. B. Stoff aus feinem Drahtgeflecht) umgibt, so daß auch hier infolge des gut leitenden Metalles der auf den menschlichen Körper entfallende Bruchteil des Stromes verschwindend klein und damit ungefährlich wird.

einzigen Gebilde sind, auf die der Strom einen ähnlichen Einfluß ausübt. Insbesondere Verworn[1]) und seine Schüler haben sich im Lauf der letzten Jahre mit den Einwirkungen des konstanten Stromes auf niedere Organismen beschäftigt und dabei außer den polaren Erregungen der lebendigen Substanz (Lokalisierung der Stromwirkung an der Eintritts- und Austrittsstelle) auch konstatiert, daß das Protoplasma bei längerer Einwirkung des Stromes (z. B. bei *Actinosphaerium*, *Pelomyxa* u. a.) von der Anodenseite her zerfällt, d. h., daß auch hier die positive Seite des Organismus die stärker geschädigte ist.

Zur Erklärung der Reizwirkungen des galvanischen Stromes auf die lebende Substanz sind verschiedene Versuche gemacht worden. Abgesehen von der Annahme eines direkten Reizes durch die elektrischen Wellen ist der Gedanke, „daß es die elektrolytischen Wirkungen in der lebendigen Substanz selbst sind, welche die verschiedenen Reizwirkungen hervorrufen", der nächstliegende (Verworn[2]). Sodann ist von Loeb und Budgett[3]) die Theorie aufgestellt, daß es entsprechend einer von Du Bois-Reymond zuerst gemachten Beobachtung beim Übergang des Stromes in einen ungleichartigen Elektrolyten, also hier von dem umgebenden Medium in das Protoplasma des Organismus, zu einer Ionenabscheidung kommen könne. Auf diese Weise lassen sich die galvanischen Erregungserscheinungen als durch äußere chemische Reize verursacht ansehen. Schließlich wäre hier noch die oben bereits besprochene Hypothese zu erwähnen, nach welcher die Wirkungen des elektrischen Stromes auf Flüssigkeitsverschiebungen beruhen.

Noch schwieriger als für die einfachen niederen Organismen ist eine Erklärung der Einwirkung des Stromes auf die aus Tausenden von Zellen bestehende Wurzel zu geben.

In den folgenden Erwägungen gehe ich von der von Ostwald[4]) zuerst gemachten Angabe aus, „daß von einer Durchlässigkeit oder Undurchlässigkeit der (physikalisch semipermeablen) Membranen für bestimmte Salze nicht wohl die Rede sein kann, wohl aber einer solchen für bestimmte Ionen".

Schaltet man eine halbdurchlässige Membran in den Weg eines elektrischen Stromes, so treten diejenigen Ionen, welche in der Wand kein Hindernis finden, hindurch, die anderen nicht. „Im Falle eines einheitlichen Salzes, dessen positive und negative Ionen diese Verschiedenheit aufweisen, werden hierdurch alsbald die halbdurchlässigen Wände der Sitz von Potentialdifferenzen von ganz ähnlicher Art, wie man solche zwischen Metallen und Elektrolyten annehmen muß."

Die kurze, aber inhaltsreiche Mitteilung Ostwalds ist dann durch eine Reihe von Arbeiten bestätigt und erweitert worden. So z. B. gelangt Bein[5]), bei dem sich eine reichhaltige Literaturangabe über dieses Gebiet findet, zu einem entsprechenden Ergebnis: „Die Wirkung der Einschaltung einer chemisch nicht indifferenten Membran in den Stromkreis ist eine derartige, als ob das Kation des Salzes von der Membran festgehalten wird."

Wenn man eine einzelne vom Strom durchflossene Zelle betrachtet, so kann man sich die Wirkung des Stromes am einfachsten so veranschaulichen, daß man sich die Membran bezw. die Plasmahaut metallisch vorstellt, natürlich nicht was das spezifische Leitungsvermögen, sondern nur was das Verhalten Elektrolyten gegenüber betrifft.

---

[1]) Siehe die bei Verworn, Allgemeine Physiologie, pag. 444—450 und 457, und 486—492 und Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., pag. 820—826 gegebenen Literaturangaben.

[2]) Verworn, l. c. pag. 457.

[3]) Loeb, Pflügers Archiv für Physiologie, 1897, Bd. 65, pag. 518. Vergl. auch Bernstein, Pflügers Archiv für Physiologie, 46. Bd., pag. 259.

[4]) Ostwald, Zeitschrift für physikalische Chemie, 1890, 6. Bd., pag. 70. Für die Einführung in die einschlägige Literatur der physikalischen Chemie bin ich Herrn Dr. Lessing zu großem Dank verpflichtet.

[5]) Bein, Zeitschrift für physikalische Chemie, 1899, 28. Bd., pag. 439.

Daß die Plasmahäute („Membranen") der pflanzlichen Zellen als derartige halbdurchlässige Wände anzusehen sind, sei es nun, daß sie es von vornherein sind, oder daß sie diesen Charakter erst infolge der Stromwirkung annehmen, dafür spricht in ganz unzweifelhafter Weise die Ausbildung eines inneren sekundären Widerstandes beim Stromdurchgang durch pflanzliche Gewebe, wie er von Du Bois-Reymond beobachtet und von Ostwald[1]) richtig gedeutet wurde.

Mit der Feststellung, daß die Plasmahaut beim Stromdurchgang sich wie eine halbdurchlässige Membran verhält, ergeben sich zunächst einige wichtige Erwägungen über den Übergang des Stromes von dem umgebenden Medium in die Wurzel.

Die Wurzel läßt sich in bezug auf ihre Umgebung als ein lebendes, in sich so abgeschlossenes Gebilde betrachten, daß ein Stromdurchgang durch lebende Teile nur nach vorhergehendem Passieren der Plasmahaut der äußeren Zellen stattfinden kann. Die Wurzel ist also durch eine halbdurchlässige Wand von dem umgebenden Medium getrennt, und wenn wir uns das elektrolytische Verhalten dieser Wand am einfachsten durch eine an ihrer Stelle befindliche Metallwand veranschaulicht denken, ergibt sich folgendes: die elektropositiven Ionen des umgebenden Mediums werden auf ihrer Wanderung zum negativen Pol auf der positiven Wurzelseite zur Abscheidung gelangen und hier mit dem Hydroxyl des Wassers Alkalien bilden; die elektronegativen können in entsprechender Weise auf der entgegengesetzten Seite Säure bilden[2]). Das Ergebnis der äußeren Elektrolyse, d. h. der Elektrolyse des umgebenden Mediums, ist also unter der Annahme, daß die Plasmahäute in gleicher Weise für das Kation wie für das Anion undurchlässig sind, Alkalienbildung auf der positiven und Säurebildung auf der negativen Wurzelseite. Bei der bekannten Schädlichkeit der Alkalien ließe sich dann die Schädigung der positiven Wurzelseite auf ihren Einfluß und damit der Galvanotropismus auf einen Traumatropismus durch äußere chemische Reize[3]) zurückführen.

Bevor ich auf die Frage, inwieweit die an der Außenseite der Wurzel zur Abscheidung gelangenden Ionen von Einfluß sind, eingehe, will ich einiges über die innere Elektrolyse, d. h. die Elektrolyse des lebenden Protoplasten, vorausschicken. Wenn man sich zunächst die Wurzel als einen Komplex unabhängiger Zellen vorstellt, d. h. so, daß der Stromdurchgang von Zelle zu Zelle durch die Plasmahäute der einzelnen Zellen stattfindet, so würden beim Übertritt des Stromes von einer Zelle zur anderen sich die elektrolytischen Vorgänge so abspielen, daß sie zur Herbeiführung eines „inneren sekundären Widerstandes" führen müssen. Damit können nun in jeder Zelle polare Erregungen verbunden sein[4]), die vielleicht in analoger

---

[1]) Ostwald, l. c., pag. 79.

[2]) Es ist das dasselbe Ergebnis, zu dem Loeb l. c. durch die Erwägung kommt, daß es beim Übergang des Stromes von einem Elektrolyten in einen anderen zur Ionenabsonderung kommen kann. Vgl. auch Bernstein l. c., bei dem sich die später von Loeb aufgenommene Theorie ebenfalls schon erwähnt findet.

[3]) Obwohl der elektrische Strom wahrscheinlich infolge irgendwelcher chemischer Prozesse auf die Wurzel wirksam ist, würde ich mich doch vorläufig scheuen, den Galvanotropismus als Chemotropismus zu bezeichnen. Wissen wir doch nicht, inwieweit der bisher konstatierte „Chemotropismus" der Wurzel als solcher oder als ein modifizierter Traumatropismus oder als Osmotropismus aufzufassen ist. Überhaupt haben auch die neueren Untersuchungen auf diesem Gebiet von Lilienfeld (Beihefte zum Botan. Zentralblatt, 19. Bd., 1. Abt., 1905) und Sammet (Jahrb. für wissenschaftliche Botanik, 41. Bd., pag. 611, 1905) noch so viele Fragen offen gelassen, sind auch einander so widersprechend, daß ich nicht glaubte, mich auf die dort geäußerten Ansichten irgendwie stützen zu dürfen.

[4]) Roux, (Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 101. Bd., 3. Abt., 1892) hat die Beobachtung gemacht, daß beim Durchgang des elektrischen Stromes durch Froscheier im Morula- und Blastulastadium sich in jeder einzelnen Zelle polare Erregungen zeigen.

Weise wie bei manchen einzelligen Organismen auf der Anodenseite kontraktorisch und auf der Kathodenseite expansorisch sein könnten, bezw. es könnte in Analogie zu einzelligen Lebewesen die positive Seite des Protoplasmas jeder Zelle im Verhältnis zur negativen geschädigt werden.

Mit dieser Annahme zur Erklärung der galvanotropischen Krümmungen kommt man jedoch nicht weit. Allenfalls ließen sich mit ihr die negativ galvanotropischen Krümmungen erklären. Ebenso wie man sich nämlich nach der heutigen Auffassung vorstellen muß, daß die Perzeption des Schwerkraftreizes durch Änderung der Druckverhältnisse in einzelnen Zellen, möglicherweise mit Hilfe der dabei als Statolithen funktionierenden Stärkekörner, stattfindet, könnten auch hier die durch die polaren Erregungen oder einseitige Schädigung sicher hervorgerufenen Druckschwankungen in einzelnen Zellen reizerregend wirken.

Nimmt man an, daß der Strom auf diese Weise, d. h. jede Zelle einzeln polar erregend, einwirkt, so ist nicht einzusehen, auf welche Weise eine einseitige Schädigung der positiven Wurzelseite zustande kommen soll. Aus diesem Grunde halte ich eine Erklärung des Galvanotropismus auf diesem Wege für nicht ausreichend.

Es läßt sich nun aber namentlich eine jugendliche Wurzel in elektrolytischer Hinsicht als ein einheitliches Protoplasmastück behandeln, da ja, soweit wir wissen, alle Zellen durch reichliche feinste Plasmaverbindungen in Zusammenhang stehen. Unter dieser Voraussetzung wäre die Ausbildung eines inneren sekundären Widerstandes unmöglich, und eine Polarisation kann nur an den nach außen abschließenden Plasmahäuten der äußeren Zellen zustande kommen. Die innere Elektrolyse, d. h. die Elektrolyse im Innern der Wurzel, muß dann in folgender Weise stattfinden: die elektropositiven Ionen kommen auf ihrer Wanderung nach dem negativen Pol an der Innenseite der Plasmahaut der negativen Wurzelseite, die elektronegativen entsprechend auf der entgegengesetzten Seite zur Ausscheidung. Das Ergebnis der inneren Elektrolyse ist also bis zu einem gewissen Grade das umgekehrte der äußeren.

Man kann sich dies Ergebnis sehr einfach wie nebenstehend veranschaulichen, indem man sich die Polarität an der Außenseite der Wurzel in derselben Weise wie beim Übergang des Stromes in einen metallischen Leiter vorstellt. Bei dieser Darstellung zeigt sich sofort, auf welcher Wurzelseite die verschiedenen Ionen zur Ausscheidung gelangen.

Es fragt sich nun weiter, welche von den beiden, die innere Elektrolyse des Protoplasten oder die äußere des umgebenden Mediums, von höherer Bedeutung ist, und ob auf eine der beiden die Schädigung der positiven Wurzelseite zurückzuführen ist. Mit beiden ist die Tatsache, daß die eine Wurzelseite geschädigt wird, die andere nicht, entsprechend der an den beiden Wurzelseiten sich bildenden Polarität sehr wohl vereinbar.

Die Hypothese, daß die Schädigung der positiven Wurzelseite auf Alkalienbildung als Folge der äußeren Polarität der Plasmahaut zurückzuführen ist, hat auf den ersten Blick etwas sehr Bestechendes, dürfte jedoch kaum zutreffend sein.

Wenn die Abscheidung der Alkalien tatsächlich eine so bedeutende ist, daß durch sie das Wachstum einseitig sistiert wird, so liegt es nahe, bei Zellen, die einen reduzierbaren Farbstoff enthalten, einen derartigen Einfluß nachzuweisen. Zu diesem Zweck setzte ich sowohl anthokyanhaltige Wurzeln von *Zea mays* sowie rotgefärbte Blätter, letztere nach Entfernung der isolierenden Cuticula, einem starken Strom aus. Die Wurzeln von *Zea mays* wiesen starke Schädigungskrümmungen auf und waren größtenteils getötet; aber sie zeigten ebensowenig wie die Blätter irgendeine Änderung des Farbstoffes in den Zellen.

Eine kleine Rechnung zeigt dann auch, daß die Stoffe, welche an der positiven Wurzelseite im maximalen Fall zur Abscheidung gelangen, ganz minimale sind. Bei einer Stromdichte von 5 MA. pro Quadratzentimeter in Leitungswasser genügt eine Einwirkungszeit von 10 Sekunden, um eine dauernde Hemmung des Wachstums der positiven Wurzelseite herbeizuführen. Eine Amperestunde scheidet z. B. 1,494 g Natronhydrat aus, d. h. bei einer Einwirkung eines Stromes von 5 MA. pro Quadratzentimeter auf 10 Sekunden werden $\frac{5}{1000} \cdot \frac{10}{3600} \cdot 1{,}494 = 0{,}0000208$ g pro Quadratzentimeter oder 0,000000208 g Natronhydrat pro Quadratmillimeter der Wurzelfläche ausgeschieden. Es ist kaum anzunehmen, daß eine derartig geringe, an der Außenseite der Plasmahaut befindliche Menge imstande ist, die wachstumsfähige Region der Wurzel in der obigen Weise zu beeinflussen.

Es ist ferner nicht zu erwarten, daß entsprechend den verschiedenen umgebenden Medien die verschiedenen an der positiven Wurzelseite sich bildenden Stoffe stets in gleicher Weise wirksam sind. Soweit aber meine bisherigen daraufhin genau angestellten Versuche zeigen, sind die galvanotropischen Krümmungen von dem in dem umgebenden Medium enthaltenen Stoffe nur insoweit abhängig, als dadurch das spezifische Leitungsvermögen bestimmt wird.

Außerdem müßten, da bei gleicher aufgewandter elektrischer Energie die zur Abscheidung gelangenden Ionen dieselben sind, auch die Wirkungen dieselben sein. Läßt man aber z. B. in 3%iger Gelatine einen Strom von 1 MA. pro Quadratzentimeter auf 5 Minuten, einen solchen von 2 MA. zuerst etwa auf 1¼ Minute, dann nach 2½ Minuten wieder auf 1¼ Minute einwirken, so ist trotz der in derselben Zeit zur Ausscheidung gelangenden gleichen Ionenmenge der erzielte Effekt ein ganz verschiedener (im letzten Falle sehr starke Schädigungskrümmungen, im ersten dagegen S-förmige Krümmungen).

In gleicher Weise läßt sich auch der Umstand, daß ein Strom von 1 MA. pro Quadratzentimeter in 3%iger Gelatine 50 Minuten, ein solcher von 2 MA. dagegen nur noch 4—10 Sekunden einwirken muß, um positive Krümmungen zu erzielen (vgl. Tabelle IX und X), darauf schließen, daß die erzielten Krümmungen nicht einfach von den an der positiven Wurzelseite zur Abscheidung gelangenden Ionen abhängig sind.

Es ergibt sich also, daß der Einfluß der Polarisation an der Außenseite der Plasmahaut kein zu bedeutender, höchstens nur sekundär in Betracht kommender sein kann. Die einseitige Sistierung des Wachstums läßt sich auf ihn keinesfalls zurückführen.

Die innere Elektrolyse des lebenden Protoplasten muß schon deswegen eine größere Rolle spielen als die äußere, weil die von der Plasmahaut zurückgehaltenen Ionen an der Innenseite des Protoplasten zur Abscheidung gelangen würden. Es ist aber trotzdem schwer zu sagen, inwieweit die einseitige Anhäufung von Ionen von Wirkung auf das Protoplasma ist. Ich halte es sogar für zweifelhaft, daß hierauf unmittelbar die einseitige Schädigung des Protoplasmas der positiven Wurzelseite zurückzuführen ist; wenigstens müßte dann in entsprechender Weise wie oben, wenn das Kation diesmal auf der negativen Seite zur Ausscheidung gelangt, eigentlich eine Schädigung der negativen Wurzelseite stattfinden. Es ist jedoch sehr wohl möglich, daß die innere einseitige Anhäufung von Ionen für die Oberflächenspannung der Plasmahaut von hoher Bedeutung ist, und daß durch einseitige Veränderung der Oberflächenspannung eine einseitige Schädigung der Wurzel stattfindet[1]).

[1]) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., pag. 825. „Indes ist noch nicht entschieden, ob es sich bei der galvanotropischen Reaktion dieser Organismen (Amöben), wie es wahrscheinlich ist, um einen physiologischen Reizprozeß oder einfach um einen mechanischen Erfolg handelt, der dadurch zustande

Ebenso ist es jedoch möglich, und wenn man den allmählichen Zerfall und die Erregungserscheinungen des Protoplasmas gewisser Organismen bedenkt, meines Erachtens nach wahrscheinlicher, daß die Vorgänge der inneren Elektrolyse[1]) selbst von ausschlaggebender Bedeutung sind. Wie oben gesehen, kann die Plasmahaut den Eintritt von entsprechenden Ionen des äußeren Mediums in den Protoplasten verhindern. Wenn also z. B. das Kation der im Plasma enthaltenen Salze nach dem negativen Pol zu wandert so wird das Protoplasma der positiven Wurzelseite arm an den betreffenden fortwandernden Ionen werden, da ein gleichartiger Ersatz von außenher durch die Plasmahaut verhindert wird. Da nun durch Loeb[2]) nachgewiesen ist, daß das normale Funktionieren von organisierten lebenden Substanzen, d. h. das Leben überhaupt, an die Anwesenheit gewisser Ionenmischungen gebunden ist, ist eine Schädigung der positiven Wurzelseite durch das Fortwandern bestimmter für das Leben erforderlicher Ionenmischungen sehr wohl einleuchtend. Daß die entgegengesetzte negative Wurzelseite nicht geschädigt wird, ist entweder dadurch erklärlich, daß die Plasmahaut für die Anionen durchlässig ist, so daß ein Ersatz oder Austausch von dem umgebenden Medium her stattfinden kann, oder daß für das Leben des Protoplasmas die Existenz der Anionen nicht so wichtig ist, ein Fortwandern derselben nicht stark als Schädigung empfunden wird. Es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, festzustellen, inwieweit die Anwesenheit dieser oder jener Ionen für das Leben des Protoplasmas von Bedeutung ist, und inwieweit die Plasmahäute der pflanzlichen Zellen beim Stromdurchgang für das Anion durchlässiger sind als für das Kation.

Gegen die Behauptung, daß die Plasmahäute ohne Bedeutung sind, daß vielmehr die Schädigung der positiven Wurzelseite einfach darauf beruht, daß die Kationen der im Protoplasma enthaltenen Salze fortwandern und durch Kationen des umgebenden Mediums ersetzt werden, daß also die Schädigung in diesem Fall durch das Eindringen nicht hingehöriger Ionen stattfindet, spricht meines Erachtens eine Betrachtung, aus der sich ergibt, daß die Plasmahäute der Wurzel die Ionenwanderung tatsächlich in der zuerst beschriebenen Weise bestimmen und sich polarisieren: es ist dies das bereits verschiedentlich erwähnte ganz plötzliche Steigen des Einflusses des Stromes, wenn man über eine bestimmte Stromdichte hinausgeht. Während sowohl unterhalb wie oberhalb dieser Grenze mit der Zunahme der Stromdichte ein proportionales Steigen des Einflusses des Stromes auf die Wurzeln stattfindet, ergibt sich an einer bestimmten Stelle (bei *Lupinus albus* in 3%iger Gelatine etwa bei 1,5 Milliampere pro Quadratzentimeter) bei einer ganz geringen Steigerung der Stromdichte eine ganz unverhältnismäßig stärkere Schädigung der Wurzel (vergl. auch Tabelle IX und X, pag. 70 und 71). Das erklärt sich am ungezwungensten daraus, daß infolge von Polarisation der Plasmahäute der äußeren Zellen ein hoher sekundärer Widerstand gebildet wird, und erst von einer bestimmten Stromdichte an die Spannung

---

kommt, daß durch die polare Wirkung des elektrischen Stromes die Oberflächenspannung lokal herabgesetzt bezw. erhöht wird".

[1]) Vergl. Pfeffer l. c., pag. 826: „Die Verhältnisse und Erfolge im Innern des Organismus werden sich schon deshalb kompliziert gestalten, weil der Protoplast vielleicht nicht alle Ionen passieren läßt und deshalb möglicherweise gewisse Trennungen und lokale Anhäufungen der Ionen erzielt werden. Zudem kann man z. B. nicht wissen, ob durch die separierten Anionen und Kationen (in analoger Weise wie durch eine entsprechende Außenwirkung) eine chemotaktische Reizung ausgeübt wird, oder ob etwa die partielle und inäquale elektrolytische Zersetzung in gewissen Partieen oder Organen des lebendigen Protoplasmas als tropistischer Reiz empfunden wird."

Vergl. übrigens Nernst, Nachrichten der Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen 1899, pag. 104.

[2]) Die einschlägige Literatur hierüber siehe bei Höber, Physikalische Chemie der Zelle, pag. 172.

genügt, um den durch die Polarisation entstandenen Widerstand zu überwinden, womit dann eine unverhältnismäßig größere Strommenge durch die Wurzel gehen kann.

Auch einige Beobachtungen über das Verhalten anderer Organismen beim Durchgang des konstanten Stromes weisen darauf hin, daß tatsächlich eine Polarisation an der Plasmahaut stattfindet, so z. B. die Tatsache, daß die Wirkungen eines vorher einwirkenden konstanten Stromes bei der Öffnung desselben sich umkehren können, also z. B. bei der Schließung Kontraktion an der Anodenseite und Expansion an der Kathodenseite, bei der Öffnung umgekehrt. Des ferneren gibt vielleicht die Annahme eines allmählich sich herausbildenden Widerstandes durch Polarisation die Erklärung dafür, daß bei Einwirkung des konstanten Stromes bei manchen Organismen eine Abnahme der Stromwirkung nach einiger Zeit zu beobachten ist.

Die Tatsache, daß die Plasmahäute imstande sind, nicht alle Ionen passieren zu lassen, macht es also wahrscheinlich, daß die Schädigung der positiven Wurzelseite darauf beruht, daß das Protoplasma dieser Seite infolge der Ionenwanderung arm an notwendigen Ionen und damit stark geschädigt wird. Wenn man ferner bedenkt, wie empfindlich das Protoplasma auf jede Änderung seiner so labilen Verbindungen reagiert, läßt sich auch hierin sehr wohl eine Erklärung der Schädigung der positiven Wurzelseite sehen.

Für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung ist es ausreichend, gezeigt zu haben, daß die Einwirkung des Stromes auf die Wurzel sich tatsächlich in einer einseitigen Schädigung der positiven Wurzelseite äußern kann. Auch für den Fall, daß die von mir angedeutete Möglichkeit, auf welche Weise der Strom schädigend einwirken kann, keine zutreffende ist, würde an der Erklärung des Galvanotropismus als Traumatropismus nichts geändert werden. Die Tatsache einer Schädigung der positiven Wurzelseite, die unzweifelhafte Perzeption des Reizes durch die Wurzelspitze sowie die vollständige Analogie der traumatropischen und galvanotropischen Krümmungen lassen keinen Zweifel daran, daß der Galvanotropismus in Wirklichkeit nichts ist als eine besondere Form des Traumatropismus.

VIII. Hauptresultate.

1. Unter sonst gleichen Bedingungen (Gleichheit des spezifischen Leitungsvermögens des umgebenden Mediums, der Einwirkungszeit des Stromes, des Wachstumszustandes der verwendeten Keimlinge, wie er durch ihr Alter, die Temperatur und das umgebende Medium bedingt wird) ist bei galvanotropischen Untersuchungen die Stromdichte, d. h. die Stromstärke pro Flächeneinheit, als ausschlaggebender Faktor anzusehen.

2. Bei dauernder Einwirkung wirkt ein Strom geringer Dichte negativ, ein solcher hoher Dichte positiv krümmend, während Ströme mittlerer Dichte sogenannte S-förmige Krümmungen hervorrufen. Sehr schwache Ströme wirken noch nicht, sehr starke dagegen nicht mehr krümmend, weil bei letzteren in kurzer Zeit der Tod der Pflanze eintritt.

3. Je nach der Pflanzenart sind die bei derselben Stromdichte sich ergebenden Krümmungen verschieden.

4. Der Einfluß der Einwirkungszeit macht sich in der Weise bemerkbar, daß bei Strömen jeder Dichte, soweit sie überhaupt von Einfluß auf die Wurzeln sind, von einer bestimmten Einwirkungszeit an, die um so kleiner ist, je höher die Stromdichte ist, negative

Krümmungen resultieren; bei Strömen größerer Dichte, die bei dauernder Einwirkung positive Krümmungen verursachen, ergeben sich bis zu einer bestimmten Einwirkungszeit negative und von einer bestimmten Einwirkungszeit an positive Krümmungen. Die notwendigen minimalen und optimalen Einwirkungszeiten, um positive Krümmungen zu erzielen, sind ebenfalls um so kleiner, je höher die Stromdichte ist. Eine Unterscheidung zwischen positiv und negativ krümmenden Stromdichten ist also nicht zulässig, da man mit jedem positiv krümmenden Strom bei geeigneter Einwirkungszeit auch negative Krümmungen erzielen kann.

5. Wechselströme von derselben Dichte und Einwirkungszeit sind auf die Wurzeln um so weniger wirksam, je öfter in der Zeiteinheit die Richtung des Stromes gewechselt wird.

6. Das Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ist für die resultierenden galvanotropischen Krümmungen von hoher Bedeutung insoweit, als der Einfluß des elektrischen Stromes auf die Wurzeln unter sonst gleichen Verhältnissen und bei gleicher Dichte um so stärker ist, je schlechter das Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ist, und umgekehrt.

7. Die positiven und negativen Krümmungen sind verschiedener Natur. Die positive Krümmung ist eine Schädigungskrümmung, die sich aus zwei Teilen zusammensetzt. Der zeitlich erste, in einer oberhalb der wachstumsfähigen Zone gelegenen Region stattfindende Teil beruht auf einer Turgorschwankung, die einer einseitigen Schädigung der Wurzel ihre Entstehung verdankt; der andere, in der wachstumsfähigen Region der Wurzel vor sich gehende Teil, dem vor allem das nachträgliche Stärkerwerden der Krümmung zuzuschreiben ist, beruht auf einer einseitigen Wachstumshemmung der positiven Wurzelseite.

8. Die negativ galvanotropische Krümmung ist eine dem Geotropismus, Traumatropismus usw. analoge Reizerscheinung, wobei in ganz unzweifelhafter Weise die Wurzelspitze das allein reizperzipierende Organ ist.

9. Die S-förmigen Krümmungen vermitteln den mit steigender Stromdichte sich vollziehenden Übergang der negativen in positive Krümmungen. Sie setzen sich aus einem oberen, auf einseitiger Turgorschwankung beruhenden positiven Teil und einer unteren, als paratonische Wachstumsbewegung anzusehenden negativen Krümmung zusammen.

10. Eine Erklärung der galvanotropischen Krümmungen auf dem von Brunchorst (Wirkung der Zersetzungsprodukte der Elektroden) oder Rischawi (Wirkung von inneren Wasserverschiebungen) eingeschlagenen Wege ist nicht möglich, vielmehr ist der Galvanotropismus als ein besonderer Fall des Traumatropismus anzusehen.

Die Tatsache, daß die positive Wurzelseite die geschädigte ist, findet wahrscheinlich ihre Erklärung in der Eigenschaft der Plasmahäute, sich beim Stromdurchgang wie halbdurchlässige Membranen zu verhalten.

IX. Tabellarische

Tabelle I.

Phaseolus

Nr.	Zahl der Pfl.	Strom-dichte MA. pro qcm	Richtung nach ½ Std.	nach 1 Std.	nach 2 Std.	nach 3 Std.
1	10	0,005	alle gerade	alle gerade	—	—
2	10	0,005	—	—	—	—
3	10	0,01	—	—	alle gerade	alle gerade
4	6	0,01	—	alle gerade	—	—
5	10	0,02	—	alle gerade	—	8 gerade 2 = — 20°
6	10	0,02	—	alle gerade	alle gerade	9 gerade 1 = + 10°
7	5	0,02	—	alle gerade	—	—
8	10	0,05	alle gerade	alle gerade	7 = + 5—10° 3 gerade	—
9	13	0,05	—	alle gerade	—	—
10	5	0,1	—	alle = + 5—10°	alle = + 10—20°	—

Belege.

multiflorus.

der Wurzeln

nach 4 Std.	nach 5 Std.	nach 6 Std.	nach 8 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.
alle gerade	—	—	alle gerade	alle gerade	alle gerade
alle gerade	—	alle gerade	—	8 gerade 2 unregelmäßig	8 gerade 2 unregelmäßig
—	—	alle gerade	—	9 gerade 1 schwach —	—
—	—	alle gerade	—	—	4 gerade 2 unregelmäßig
—	—	4 gerade 5 = — 10° 1 = — 30°	2 gerade 7 = — 10—20° 1 = — 45°	4 = — 15° 5 = — 40° 1 = — 60°	4 = — 30° 5 = — 40° 1 = — 70°
—	—	6 = — 10° 4 gerade	8 = — 20° 2 = — 10°	—	6 = — 40° 3 = — 60° 1 gerade
alle gerade	—	3 gerade 2 = — 10°	2 gerade 3 = — 10°	1 gerade 4 = — 20°	1 gerade 4 = — 20—30°
6 = + 10° 2 = + 20° 2 gerade	—	2 = { + 20°, — 20° } 6 = { + 10°, — 10° } 1 = + 20° 1 gerade	—	6 = { + 10°, — 40° } 1 = { + 20°, — 60° } 1 = { + 40°, — 40° } 1 = + 20° 1 gerade	7 = { + 10°, — 50° } 1 = { + 40°, — 90° } 1 = { + 20°, — 80° } 1 gerade
—	—	—	—	8 = { + 30°, — 70° } 3 = { + 20°, — 50° } 1 = — 50° 1 gerade	9 = { + 30°, — 80° } 2 = { + 20°, — 60° } 1 = — 70° 1 gerade
fast alle schwach S-förmig	2 = + 20° 3 = { + 10°, — 20° }	1 = + 20° 4 = { + 10°, — 20° }	alle = { + 20°, — 30° }	alle = { + 20°, — 50° }	alle = { + 20°, — 60° }

Tabelle I (Fortsetzung).

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Richtung			
			nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 2 Std.	nach 3 Std.
11	10	0,1	8 gerade 2 schwach +	alle = + 10°	alle = + 20°	—
12	6	0,15	—	alle = + 10°	—	alle = + 30—45°
13	5	0,15	—	alle = + 10°	—	alle = + 30°
14	10	0,15	—	—	—	—
15	10	0,2	—	alle = + 10—15°	alle = + 30°	—
16	10	0,2	—	alle = + 20°	alle = + 30°	—
17	10	0,5	—	alle = + 20°	alle = + 40°	—
18	5	0,5	alle = + 10°	alle = + 30°	alle = + 45°	alle = + 70°
19	10	1	alle = + 10°	alle = + 20°	8 = + 30° 2 = + 60°	—
20	10	1	alle = + 30°	alle = + 40°	alle = + 40°	—
21	5	2	alle = + 30°	alle = + 20°	alle = + 20°	alle = + 20°
22	7	2	alle = + 20°	6 = + 30° 1 = + 10°	6 = + 30° 1 = + 10°	—

der Wurzeln

nach 4 Std.	nach 5 Std.	nach 6 Std.	nach 8 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.
—	5 = { + 10° / — 20° } 5 = + 20—30°	—	6 = { + 10—20° / — 30° } 4 = + 30°	6 = { + 20° / — 50° } 3 = { + 10° / — 30° } 1 = + 40°	7 = { + 20° / — 60° } 2 = { + 10° / — 40° } 1 = + 60°
5 = + 30° 1 = { + 20° / — 10° }	4 = { + 20° / — 20° } 2 = + 30°	—	4 = { + 30° / — 40° } 2 = + 30°	5 = { + 30° / — 50° } 1 = + 40°	5 = { + 30° / — 80° } 1 = + 60°
4 = + 30—40° 1 = { + 30° / — 10° }	3 = { + 40° / — 20° } 2 = + 30°	—	3 = { + 30° / — 20° } 2 = + 30°	—	3 = { + 20—30° / — 40° } 2 = + 30—40°
8 = + 30—40° 2 = { + 30° / — 10—20° }	—	7 = { + 20° / — 30° } 3 = + 30°	—	4 = { + 20° / — 45° } 3 = { + 10° / — 30° } 3 = + 20—30°	4 = { + 20° / — 60° } 3 = { + 10—20° / — 40° } 3 = + 30°
8 = + 50° 2 = + 70°	—	—	—	1 = { + 45° / — 80° } 7 = + 70° 2 = + 90°	1 = { + 45° / — 90° } 6 = + 70° 3 = + 90°
alle = + 60°	—	7 = + 70° 2 = + 90° 1 = + 30°	1 = { + 50° / — 40° } 1 = { + 30° / — 20° } 6 = + 70° 2 = + 90°	1 = { + 50° / — 60° } 1 = { + 30° / — 40° } 7 = + 80—90° 1 = + 100°	1 = { + 50° / — 70° } 1 = { + 30° / — 50° } 7 = + 80—90° 1 = + 120°
8 = + 70° 2 = + 100°	—	5 = + 70° 3 = + 90° 2 = + 100°	5 = + 60° 3 = + 90° 2 = + 100°	8 = + 70—90° 2 = + 100°	—
—	alle = + 80°	alle = + 80°	—	3 = + 80° 2 = + 90°	alle = + 80—90°
8 = + 30° 2 = + 50°	—	8 = + 30° 2 = + 50°	8 = + 30° 2 = + 50°	8 = + 30° 2 = + 50°	—
alle = + 40°	—	alle = + 40°	—	alle = + 40°	alle = + 40°
alle = + 20°	alle = + 20°	—	—	alle = + 20°	—
6 = + 30° 1 = + 10°	—	6 = + 30° 1 = + 10°	6 = + 20° 1 = + 10°	—	6 = + 30° 1 = + 10°

Tabelle II. **Lupinus**

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Richtung nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 2 Std.	nach 3 Std.
1	10	0,001	—	alle gerade	—	—
2	10	0,002	—	—	—	—
3	10	0,002	—	alle gerade	—	—
4	10	0,005	—	—	—	—
5	10	0,005	—	alle gerade	—	alle gerade
6	10	0,01	alle gerade	alle gerade	—	—
7	10	0,01	—	—	—	—
8	10	0,02	alle gerade	alle gerade	—	alle gerade
9	10	0,02	—	—	alle gerade	—
10	10	0,05	—	—	alle schwach +	—
11	10	0,05	—	alle = + 10°	alle = + 10°	alle = + 10°

albus.

der Wurzeln

nach 4 Std.	nach 5 Std.	nach 6 Std.	nach 8 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.
—	—	—	—	9 gerade 1 seitwärts	9 gerade 1 seitwärts
—	—	—	alle gerade	alle gerade	8 gerade 2 unregelmäßig
—	—	—	—	9 gerade 1 = — 20°	9 gerade 1 = — 30°
—	—	—	—	8 = — 30—40° 2 gerade	8 = — 30—40° 2 ganz schwach —
alle gerade	5 = — 10° 5 gerade	—	alle = — 10—20°	6 = — 30° 3 = — 10—20° 1 gerade	7 = — 30° 2 = — 10—20° 1 schwach +
alle gerade	—	fast alle = — 10—20°	alle = — 20—30°	8 = — 45° 2 = — 20°	3 = — 60° 5 = — 45° 2 = — 20—30°
—	—	—	—	7 = — 40—60° 3 = — 20°	—
alle gerade	—	alle = — 10—20°	8 = — 30—40° 2 = — 10°	6 = — 70—80° 3 = — 30—40° 1 schwach +	6 = — 70—80° 3 = — 45° 1 = + 40°
alle gerade	—	—	durchschn. = — 30°	8 = — 50 - 60° 2 = — 10—20°	—
alle schwach —	—	alle = — 10—30°	7 = — 30—40° 2 = — 10—20° 1 gerade	7 = — 70° 3 = — 30—45°	7 = — 70° 3 = — 45°
6 = — 10° 3 gerade 1 = + 10—20°	alle = + 10—20°	—	—	alle = — 50—60°	alle = — 70°

Tabelle II (Fortsetzung).

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Richtung nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 2 Std.	nach 3 Std.
12	10	0,1	—	alle = + 10°	alle = + 20—30°	alle = + 30—40°
13	10	0,1	alle schwach +	alle = + 10—20°	alle = + 30°	alle = + 30°
14	10	0,15	—	alle = + 10—20°	alle = + 30°	alle = + 45°
15	10	0,15	alle = + 10°	alle = + 20°	alle = + 40°	alle = + 40—50°
16	10	0,2	alle = + 10°	alle = + 20°	alle = + 40°	—
17	10	0,5	—	—	alle = + 45°	—
18	10	0,5	alle = + 10—20°	alle = + 20—30°	alle = + 45°	—
19	10	1	alle = + 20°	alle = + 20°	alle = + 20°	alle = + 20°
20	10	1	alle = + 30°	alle = + 20°	alle = + 20°	alle = + 20°
21	10	2	alle = + 10—20°	alle = + 10—20°	alle = + 10—20°	alle = + 10—20°
22	10	2	alle = + 10°	alle fast gerade	alle fast gerade	alle fast gerade

der Wurzeln

nach 4 Std.	nach 5 Std.	nach 6 Std.	nach 8 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.
6 = + 40° 4 = { + 30° / — 20°	7 = { + 20—30° / — 20° 3 + + 30°	—	8 = { + 10—20° / — 40—50° 2 = { + 30° / — 20°	—	alle = { + 10° / — 70-80°
—	—	8 = { + 20° / — 30° 2 = — 20°	8 = { + 20° / — 45° 2 = — 45°	8 = { + 10—20° / — 60° 2 = — 60—70°	8 = { + 20° / — 70° 2 = — 60°
6 = + 45° 4 = { + 30° / — 10°	—	3 = + 45° 6 = { + 30° / — 30° 1 = { + 30° / — 50°	1 = + 60° 7 = { + 20 -30° / — 50° 2 = { + 30° / — 70°	—	1 = + 90° 9 = { + 20—30° / — 80—90°
7 = + 40—50° 3 ganz schwach S-förmig	—	—	5 = { + 10—20° / — 40—50° 2 = { + 30° / — 20° 1 = — 60° 2 = + 45°	8 = { + 10—20° / — 40—50° 1 = — 70° 1 = + 70°	—
alle = + 70°	—	alle = + 80—90°	alle = + 90°	alle = + 90°	alle = + 90°
alle = + 70°	—	alle = + 70°	—	alle = + 70°	alle = + 70°
alle = + 60°	alle = + 60°	alle = + 70°	alle = + 70°	—	—
—	—	alle = + 20°	—	—	—
—	—	—	—	alle = + 20°	—
—	alle = + 10—20°	—	—	—	—
—	—	—	—	alle fast gerade	alle fast gerade

Tabelle III. **Brassica**

Nr.	Zahl der Pfl.	Stromdichte MA. pro qcm	Richtung nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 2 Std.	nach 3 Std.
1	zirka 50	0,001	—	—	—	—
2	„	0,005	—	—	—	—
3	„	0,01	—	—	alle gerade	—
4	„	0,02	alle gerade	—	alle gerade	alle gerade
5	„	0,028	—	—	—	—
6	„	0,05	—	—	—	—
7	„	0,1	—	alle gerade	—	—
8	„	0,15	—	25 % schwach + die andern gerade	—	einige schwach — die andern gerade
9	„	0,2	—	50 % = + 20°	etwa 60 % = + 30°	40 % = — 20—30° 40 % = + 30° 20 % = { + 20° / — 20°
10	„	0,2	—	—	—	—
11	„	0,5	—	fast alle = + 10—20°	alle = + 30—40°	alle = + 30—40°
12	„	1	größtenteils schwach +	durchschn. = + 20°	durchschn. = + 40°	—
13	„	1	durchschn. = + 10°	durchschn. = + 20°	alle = + 30—40°	alle = + 50—70°
14	„	2	alle = + 10°	alle = + 10—30°	alle = + 30—60°	alle = + 30—50°

Napus.

der Wurzeln

nach 4 Std.	nach 5 Std.	nach 6 Std.	nach 8 Std.	nach 12 Std.	nach 24 Std.
—	—	alle gerade	—	—	alle gerade, vielleicht einige schwach —
—	—	50 % = — 10° 50 % gerade	—	75 % = — 20-30° 25 % gerade	fast alle = — 20—30°
25 % = - 10-20° die andern gerade	—	60 % = — 30° die andern gerade	—	90 % = — 40° 10 % gerade	fast alle = — 40°
50 % = — 20° 50 % gerade	fast alle = — 20°	alle = — 20—30°	alle = — 30—40°	—	alle = — 50°
alle = — 10—20°	—	—	—	alle = — 45°	alle = — 45—60°
alle = — 10—20°	alle = — 30°	alle = — 30—40°	alle = — 50—60°	—	alle = — 50—70°
alle = — 20°	—	alle = — 50°	—	alle = — 80°	fast alle = — 80—90°
alle = — 20°	—	alle = — 60°	—	alle = — 80°	fast alle = — 90°
70 % = — 30° 30 % = { + 20° — 30°	—	—	alle = — 70—80° einige schwach S-förmig	fast alle = — 90°	fast alle = — 90° einige schwach S-förmig
50 % = — 30° 30 % = + 20° 20 % = { + 30° — 30°	—	80 % = — 60° 20 % = { + 30° — 45° einige = + 50°	fast alle = — 70° 10 % = { + 20° — 60° 10 % = + 45°	95 % = — 80° 5 % = + 30-50°	—
40 % = + 20° 60 % = + 70°	30 % = + 30° 70 % = + 70°	30 % = + 20-30° 70 % = + 70°	—	20 % = + 20° 80 % = + 60-70°	20 % = + 10° 80 % = + 60-70°
fast alle = + 80° einige wenige gerade	fast alle = + 80°	fast alle = + 80°	fast alle = + 80°	fast alle = + 80°	fast alle = + 80°
fast alle = + 90°	fast alle = + 90°	—	—	—	—
alle = + 30—40°	alle = + 30 - 50°	alle = + 40—50°	alle = + 40—50°	—	alle = + 40—50°

Tabelle IV. Stromdichte = 0,002

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	15	15 Std.	—	—	—	—	—	1 = — 80° 3 = — 30° 7 = — 10—20° 4 gerade
2	15	15 Std.	—	—	—	—	6 = — 20° 3 ganz schwach — 6 gerade	8 = — 50° 1 = — 10° 1 = + 30° 5 gerade
3	12	5 Std.	—	—	—	alle gerade	—	4 = — 10° 2 = + 30° 6 gerade
4	12	5 Std.	—	alle gerade	alle gerade	alle gerade	2 schwach — 2 schwach + 8 gerade	—
5	12	2 Std.	—	—	—	—	—	unentschieden
6	12	2 Std.	—	alle gerade	—	—	—	unentschieden
7	15	1 Std.	—	—	—	—	—	2 = — 10° 1 = + 30° 9 gerade

Tabelle V. Stromdichte = 0,01

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	12	15 Std.	—	—	—	—	—	2 = — 70° 4 = — 45° 5 = — 30° 1 = — 10°
2	12	10 Std.	alle gerade	alle gerade	alle gerade	einige schwach —	9 = — 30—40° 3 = — 5—10°	—
3	12	10 Std.	—	—	—	—	2 = — 60° 5 = — 40—50° 5 — — 20—30°	4 = — 60° 4 = — 40—50° 4 = — 30°
4	12	4 Std.	alle gerade	alle gerade	alle gerade	alle gerade	5 = — 20—30° 3 = — 10° 4 gerade	—
5	12	4 Std.	—	—	—	—	—	6 = — 20—30° 2 = — 10° 3 gerade 1 schräg
6	12	2 Std.	—	—	—	—	5 = — 10° 6 gerade 1 = + 30°	8 = — 10—20° 1 = — 45° 2 gerade 1 = + 40°
7	10	1 Std.	—	alle gerade	—	—	—	alle ungef. ger.
8	12	1 Std.	—	alle gerade	—	—	—	unentschieden
9	12	30 Min.	alle gerade	—	—	—	—	2 = — 20° 4 = + 10—20° 6 gerade
10	12	10 Min.	—	—	—	—	—	unentschieden

Tabelle VI. Stromdichte 0,1

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	12	15 Std.	—	—	—	—	8 = — 60—70° 3 gerade 1 = + 20°	8 = — 70—80° 3 = — 30—40° 1 = + 30°
2	12	15 Std.	—	—	—	—	—	9 = — 60—70° 1 gerade 2 = — 20—30°
3	12	4 Std.	—	alle gerade	11 gerade 2 = — 20°	8 = — 10° 1 = — 30° 3 gerade	2 = — 90° 7 = — 60° 3 gerade	—
4	12	4 1/4 Std.	—	—	—	—	—	1 = — 90° 8 = — 70° 1 gerade 2 schwach +
5	12	2 Std.	—	—	—	8 = — 10-20° 2 gerade 2 etwas schräg	1 = — 80° (schräg) 6 = — 60° 2 = — 30° 3 gerade oder schräg	—
6	12	2 Std.	—	—	—	—	—	4 = — 70—80° 6 = — 45° 2 gerade
7	12	1 Std.	—	alle gerade	—	—	—	2 = — 50—60° 4 = — 20-30° 5 gerade oder schräg 1 = + 50°
8	12	30 Min.	alle gerade	alle gerade	—	alle gerade	2 = — 60° 7 = — 20° 5 gerade oder schräg	—
9	12	29 Min.	—	—	—	—	—	7 = — 30—50° 4 = — 5—10° 1 gerade
10	12	10 Min.	—	—	—	—	—	1 = — 80° 5 = — 20° 4 gerade 2 schwach +
11	12	5 Min.	—	—	—	—	3 = — 5—10° 2 = + 20—30° 7 gerade	3 = — 20° 2 = + 30° 2 = + 10° 5 gerade

Tabelle VII. Stromdichte = 0,2

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	12	15 Std.	—	—	—	—	—	7 = — 70—80° 2 = — 50° 3 = + 45°
2	12	15 Std.	alle gerade	alle gerade	—	7 = — 20° 5 = + 10°	—	6 = — 90° 2 = { + 20°, — 80° } 2 = + 60°
3	12	10 1/4 Std.	—	—	—	—	6 = — 80° 2 = { + 20°, — 50° } 3 = + 45°	6 = — 80° 2 = { + 30°, — 60° } 4 = + 45°
4	12	4 3/4 Std.	—	—	alle gerade	7 = — 20° 1 = — 45° 4 = — 5-10°	—	10 = — 80—90° 1 = — 100° 1 = — 20°
5	12	4 Std.	alle gerade	10 gerade 2 = + 10°	2 = + 10-20° 4 = — 10° 6 gerade	—	8 = — 40—60° 1 = { + 20°, — 40° } 3 = + 30°	—
6	12	4 Std.	—	—	—	—	—	7 = — 60—80° 2 = { + 10°, — 60° } 2 = + 30° 1 gerade
7	10	2 Std.	—	—	—	—	—	alle = — 50-60°
8	12	2 Std.	alle gerade	alle gerade	—	—	—	10 = — 40—50° 2 = — 20—30°
9	12	1 Std.	—	alle gerade	—	—	—	8 = — 50—60° 3 = — 10—20° 1 gerade
10	12	1 Std.	—	alle gerade	—	—	—	2 = — 90° 7 = — 40—50° 2 = + 20° 1 gerade
11	12	30 Min.	alle gerade	—	alle gerade	7 gerade 5 schwach —	—	6 = — 60—70° 4 = — 20° 2 gerade
12	12	10 Min.	—	—	—	—	—	2 = — 70° 6 = — 20° 4 gerade
13	12	5 Min.	—	—	—	—	—	3 = — 20—30° 7 gerade 1 schwach +
14	12	5 Min.	—	alle gerade	alle gerade	alle gerade	unentschieden	—

Tabelle VIII. Stromdichte = 0,4

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	8	15 Std.	—	—	—	—	—	6 = + 50—70° 1 = + 80° 1 = — 60°
2	10	10 Std.	—	—	—	—	9 = + 30—40° 1 = { + 60° / — 30°	9 = + 40—60° 1 = { + 60° / — 80°
3	10	8 Std.	—	—	6 = + 10° 6 gerade	7 = + 30° 5 = + 20°	—	1 = — 80° 2 = { + 60° / — 80° 4 = + 90° 5 = + 60° 1 = + 130°
4	10	5 Std.	—	—	—	5 = + 30° 3 = + 10° 2 gerade	—	1 = { + 20° / — 45° 6 = — 50—60° 2 = + 45° 1 gerade
5	11	4 Std.	—	—	—	—	—	alle = — 40-60°
6	12	4 Std.	—	—	—	alle schwach +	—	7 = — 70—80° 2 = { + 30° / — 70° 2 = + 20° 1 gerade
7	12	2 Std.	—	—	—	—	—	9 = — 80° 2 = — 30° schräg 1 = + 30°
8	12	1 Std.	—	alle gerade	—	—	—	10 = — 50—60° 2 gerade
9	12	30 Min.	alle gerade	—	alle gerade	alle = — 10-20°	alle = — 30—40°	—
10	12	30 Min.	alle gerade	—	—	—	—	9 = — 40—60° 2 schräg 1 = + 30°
11	12	10 Min.	alle gerade	—	—	—	—	1 = — 70° 7 = — 40° 5 gerade oder schräg
12	10	5 Min.	—	—	alle gerade	7 = — 10-20° 3 gerade	6 = — 20—30° 4 gerade	—
13	12	5 Min.	—	—	—	—	—	4 = — 50° 3 = — 30° 2 gerade 3 schräg nach +
14	12	2 Min.	—	—	—	—	—	unentschieden
15	12	2 Min.	—	—	—	—	—	unentschieden

Tabelle IX. Stromdichte = 1

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln					
			nach ½ Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	9	8½ Std.	alle gerade	3 = + 10° 6 gerade	5 = + 20° 1 = + 45° 3 = + 10°	—	1 = + 90° 7 = + 20—30° 1 = + 10°	1 = + 150° 7 = + 20—30° 1 = + 10°
2	9	8 Std.	—	—	—	—	2 = + 70° 7 = + 20—30°	1 = + 120° 1 = + 70° 7 = + 20—30°
3	9	5 Std.	—	—	—	3 = + 50° 5 = + 20° 1 gerade	—	4 = + 90–100° 1 = + 140° 4 = + 30—40°
4	9	4 Sdt.	—	alle ungefähr gerade	5 = + 45° 4 = + 10-20°	—	—	3 = + 120—160° 4 = + 70—80° 2 = + 20—30°
5	6	3¾ Std.	—	—	—	—	—	4 = + 150° 2 = + 60°
6	9	2 Std.	alle gerade	—	2 = + 70° 1 = + 45° 6 = + 30°	—	—	3 = + 120° 4 = + 90° 2 = + 60°
7	9	1 Std.	—	2 = + 20° 7 gerade	—	—	—	1 = + 50° 1 = { + 30° / — 60° } 7 = — 60—80°
8	9	1 Std	—	alle gerade	—	—	—	2 = + 45° 2 = { + 20° / — 60° } 4 = — 60—70° 1 schräg
9	12	30 Min.	alle gerade	—	—	—	10 = — 50—60° 1 = + 50° 1 schräg	10 = — 70—80° 1 = + 50° 1 schräg nach +
10	12	10 Min.	—	—	—	—	—	9 = — 60–70° 3 gerade oder schräg
11	12	2 Min.	—	—	—	—	5 = — 20° die anderen unentschieden	5 = — 50—60° 2 = + 20° 5 gerade
12	12	1 Min.	—	—	—	—	unentschieden	unentschieden
13	12	1 Min.	—	—	—	—	—	4 = — 50° 2 = — 20° 3 schräg nach + 3 gerade
14	12	30 Sek.	alle gerade	alle gerade	alle gerade	alle gerade	—	5 = — 30—40° 1 = — 80° 2 = + 30° 4 gerade
15	12	10 Sek.	—	—	—	—	—	unentschieden

Tabelle X. **Stromdichte = 2**

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln nach 1/2 Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	6	8 Std.	alle gerade	5 schwach + 1 gerade	5 = + 10° 1 = + 30°	5 = + 20° 1 = + 45°	5 = + 20° 1 = + 45°	—
2	6	7 Std.	alle gerade	4 gerade 2 = + 10°	alle = + 10-20°	alle = + 20°	—	alle = + 20°
3	6	4 Std.	—	—	5 = + 20° 1 = + 5°	—	—	4 = + 90° 2 = + 45°
4	9	2 Std.	alle gerade	—	6 = + 30° 3 = + 10°	—	—	1 = + 120° 4 = + 70—80° 4 = + 50—60°
5	9	1 Std.	—	alle schwach +	—	—	—	3 = + 180° 4 = + 150° 1 = + 90° 1 = + 300°
6	9	1 Std.	—	7 = + 5-10° 2 gerade	—	—	—	2 = + 200° 4 = + 150° 3 = + 60—90°
7	9	30 Min.	alle gerade	—	—	—	—	1 = + 180° 4 = + 150° 1 = + 100° 2 = + 70° 1 = + 20°
8	12	10 Min.	—	—	—	—	—	1 = + 180° 4 = + 90° 3 = + 120° 2 = + 50—60° 2 = — 70°
9	12	5 Min.	—	alle gerade	—	—	—	3 = + 100° 5 = + 70° 4 = + 45°
10	12	2 Min.	alle gerade	alle gerade	alle gerade	alle gerade	—	durchschnittlich = + 45°
11	12	1 Min.	alle gerade	alle gerade	—	—	—	7 = + 30—50° 1 gerade 4 = — 40—60°
12	20	30 Sek.	—	—	—	—	—	4 = — 70° 3 = — 45° 2 = { + 30° / — 45° } 6 = + 45° 3 = + 30° 2 schräg
13	20	10 Sek.	—	—	alle gerade	alle ungefähr gerade	—	5 = — 60—70° 4 = — 20—30° 1 = { + 40° / — 60° } 3 gerade 1 = + 90° 3 = + 50° 3 schräg
14	20	5 Sek.	—	—	—	—	—	4 = — 80° 5 = — 10—30° 3 schräg 4 gerade 1 = + 70° 2 = + 30°
15	15	2 Sek.	—	—	—	—	—	unentschieden

Tabelle XI. **Stromdichte = 4,5**

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln					
			nach ½ Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
1	6	6 Std.	—	5 = + 10° 1 gerade	5 = + 10° 1 gerade	5 = + 10° 1 gerade	—	4 = + 10° 1 = + 30° 1 gerade
2	6	3 Std.	alle = + 10°	alle = + 10°	alle = + 10°	—	—	alle ganz schwach +
3	6	1 Std.	alle = + 10°	alle = + 10°	—	—	—	alle = + 10-20°
4	9	1 Std.	—	alle schwach +	—	—	—	8 = + 10° 1 = + 30°
5	9	30 Min.	alle schwach +	alle = + 10-20°	—	—	—	6 = + 10—20° 2 = + 45° 1 = + 60°
6	9	10 Min.	alle schwach +	alle = + 10-20°	—	—	2 = + 180° 5 = + 120-150° 1 = + 70° 1 = + 20°	3 = + 270-300° 4 = + 200-250° 1 = + 150° 1 = + 20°
7.	9	5 Min.	4 gerade 5 schwach +	fast alle schwach +	5 = + 30° 4 = + 10°	3 = + 70-80° 5 = + 40-50° 1 = + 20°	—	1 = + 270° 3 = + 180-220° 4 = + 120-160° 1 = + 70°
8	12	2 Min.	—	—	—	—	—	2 = + 180° 4 = + 120-150° 3 = + 80—100° 3 = + 50—60°
9	12	1 Min.	—	—	—	—	—	1 = + 180° 3 = + 90° 5 = + 60—70° 3 = + 45°
10	12	30 Sek.	—	—	—	—	—	2 = — 70—80° 1 = — 45° 1 = { + 60° / — 30° } 1 = + 120° 2 = + 90° 4 = + 40—60° 1 gerade
11	12	21 Sek.	—	—	—	—	—	3 = — 70—80° 2 = — 45° 1 = — 20° 1 = + 90° 4 = + 60—70° 1 = + 30°
12	12	10 Sek.	—	—	—	—	—	5 = — 60—70° 1 = — 20—30° 1 = { + 60° / — 80° } 4 = + 50—60° teilweise schräg 1 = + 10°

Nr.	Zahl der Pfl.	Zeit der Einwirkung	Richtung der Wurzeln nach ½ Std.	nach 1 Std.	nach 3 Std.	nach 5 Std.	nach 10 Std.	nach 15 Std.
13	12	5 Sek.	—	alle gerade	alle gerade	2 schwach — 1 = + 30° 9 gerade	—	5 = — 50—60° 2 = { + 40° / — 60° } 1 = — 10° 2 gerade 1 = + 45°
14	12	5 Sek.	—	—	—	—	3 = — 10—20° 2 = { + 30° / — 20° } 3 = + 30° 4 gerade	3 = — 60° 1 = { + 30° / — 45° } 1 = { + 30° / — 70° } 3 = + 30—40° 4 gerade oder schräg
15	12	2 Sek.	—	—	—	—	—	4 = — 60—70° 2 = — 30° 2 = — 10—20° 1 = + 20° schräg 3 gerade
16	12	1 Sek.	—	—	—	—	—	unentschieden
17	15	1 Sek.	—	—	—	—	—	unentschieden

Tabelle XII. **(Wechselstromversuche.)**

Nr.	Stromdichte	Zahl der Wechsel pro Minute	Einwirkungszeit des Stromes	Markenabstand von der Wurzelspitze zu Beginn	nach 24 Std.	also Zuwachs	Kontrollexemplare: Markenabstand von der Wurzelspitze zu Beginn	nach 24 Std.	also Zuwachs
1	1	2,4	1 Stunde	29,5 28,5 24,3 27,5 22	39,5 36 32,2 38 30,5	10 7,5 7,9 10,5 8,5	29 29,3 31 26,5 24,7	49,5 48,4 53 47 46,4	20,5 19,1 22 20,5 21,7
2	1	46	1 Stunde	23,5 22 28,4 25 20,7	38,3 39 45,2 37 34,5	14,8 17 16,8 12 13,8	24 23,5 24 28 21,6	44,5 46 47,5 49,8 43	20,5 22,5 23,5 21,8 21,4
3	1	120	1 Stunde	24 23,5 28,1 25 21,5	41,8 43 46,5 43,5 42	17,8 19,5 18,4 18,5 20,5	23,4 21,9 28 28,5 29	43,9 44 49,5 51 50,5	20,5 22,1 21,5 22,5 20,5
4	1	820	1 Stunde	20,2 18 21 22,4 25,2	43,5 39,4 41,3 44,5 47,7	23,3 21,4 20,3 22,1 22,5	28,4 19 19,5 22,5 24	51,5 41,3 42 44,3 46	23,1 22,3 22,5 21,8 22

